COLLECTION CH. DÉSIRÉ

SCIENCES NATURELLES

TERMINALE D

Bordas

COLLECTION DE SCIENCES NATURELLES

DIRIGÉE PAR CHARLES DÉSIRÉ, PROFESSEUR AGRÉGÉ AU LYCÉE HENRI-IV

SCIENCES NATURELLES

Terminale D

Ont collaboré à cet ouvrage :

Ch. DÉSIRÉ
Professeur
au Lycée Henri-IV à Paris

H. ROUX
Professeur
au Lycée Victor-Hugo
à Besançon

J. MOULIN
Professeur
au Lycée Louis-Pergaud
à Besançon

J. VALLIN
Professeur
au Lycée Henri-Poincaré
à Nancy

F. VILLENEUVE
Professeur au
Lycée Alphonse-Daudet
à Nimes

Ouvrage complété conformément aux instructions ministérielles sur l'information sexuelle

Bordas

COLLECTION DE SCIENCES EXPÉRIMENTALES DIRIGÉE PAR CH. DÉSIRÉ ET R. TAVERNIER

nouveaux programmes 1977

Biologie 6e, par M. Bouet, Ch. Désiré, M. Hibon, J. Lamarque, R. Tavernier, J. Vallin.

Sciences Physiques 6e, par J.-L. Canal, J. Jourdain, R. Marescot, M. Paulin, G. Souesme, R. Vogel.

COLLECTION DE SCIENCES NATURELLES DIRIGÉE PAR CH. DÉSIRÉ

Biologie 5e par M. Bouet, J. Vallin et Ch. Désiré.

Travaux pratiques de Biologie (classe de 5e) par M. Bouet et J. Vallin.

Géologie 4e par A. Rudel et C. Treilhou.

Fascicules de Géologie régionale : le Sud-Est, Aquitaine-Pyrénées, le Nord.

Biologie humaine 3e par Ch. Désiré, F. Villeneuve et J. Moulin.

Sciences naturelles 1re D

— tome 1 (Écologie) par A. Théron et J. Vallin.
— tome 2 (Géologie) par J.-L. Borie.
— tome 3 (Physiologie) par G. Laisné, J. Moulin, J. Vallin et F. Villeneuve.

Tomes 1, 2 et 3 disponibles séparément ou regroupés en un seul volume.

Sciences naturelles 1re AB
Sciences naturelles terminale C
Sciences naturelles terminale D
} par Ch. Désiré, G. Laisné, J. Moulin, H. Roux, A. Théron, J. Vallin et F. Villeneuve.

GUIDES PRATIQUES BORDAS

GPB 373 - Sciences naturelles au B.E.P.C. - *(lycées et collèges)* par Ch. Désiré et F. Villeneuve.

GPB 870 - Terminale C
GPB 871 - Terminale D
} par J. Moulin, H. Roux, F. Villeneuve et Ch. Désiré.

© BORDAS, Paris 1974 - 1343 783 101

ISBN 2-04-000722-9

" Toute représentation ou reproduction, intégrale ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur, ou de ses ayants-droit, ou ayants-cause, est illicite (loi du 11 mars 1957, alinéa 1er de l'article 40). Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal. La loi du 11 mars 1957 n'autorise, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, que les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective d'une part, et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration "

PROGRAMME DE LA CLASSE TERMINALE D

(Arrêté du 26 Juillet 1966)

I. - QUELQUES PROBLÈMES BIOLOGIQUES RELATIFS A L'HOMME

L'unité anatomique d'un organisme animal vertébré (autant que possible mammifère).

Mise en évidence, par la dissection, de la disposition topographique et des rapports anatomiques des différentes parties de l'organisme.

Vue d'ensemble sur le rôle des différents appareils et sur leur interdépendance. L'unité anatomique d'un organisme, support de son unité physiologique.

Problèmes de relation avec le milieu extérieur.

1° *Organisation du système nerveux cérébro-spinal des Vertébrés.*

Étude, par la dissection, de l'organisation d'un encéphale de Mammifère.
Description et comparaison d'encéphales des principaux types de Vertébrés.
Plan d'organisation d'un encéphale de Vertébré : le problème de l'encéphalisation.

2° *Le tissu nerveux et ses propriétés.*

Réalisation de préparations et examen de documents conduisant à la notion de neurone et de synapse : le tissu nerveux.

Étude physiologique pratique des propriétés d'un nerf : excitabilité et conductibilité.

Potentiel de repos, potentiel d'action ; présentation d'électroneurogrammes ; généralité des manifestations électriques dans le fonctionnement de la matière vivante.

3° *Étude d'une fonction sensorielle : la vision.*

Dissection d'un œil de Mammifère. Analyse de coupes et de microphotographies de rétine : la structure de la rétine.

Observations et expériences sur la vision d'objets à différentes distances et suivant différentes directions. L'accommodation. Esquisse du mécanisme optique de la vision.

Observations sur l'acuité visuelle, la sensibilité visuelle et la vision des couleurs. Les propriétés de la rétine. Rôle du nerf optique (message sensoriel) et rôle du cerveau.

4° *Rôle du système nerveux dans le comportement moteur d'un animal.*

Observations de réflexes chez l'Homme et chez un animal.
Étude expérimentale des réflexes médullaires chez la Grenouille.
Schématisation des structures histologiques correspondant aux résultats obtenus.
La notion de réflexe conditionnel, à partir de textes de Pavlov.
Différents aspects des réflexes chez l'animal et chez l'Homme.
L'activité spontanée.

5° *Étude d'un effecteur moteur : le muscle strié squelettique.*

Étude du muscle et de la fibre musculaire striés.

Observation de contractions musculaires. Nécessité d'enregistrements graphiques pour réaliser des mesures.

Réalisation et analyse de tracés faisant apparaître les différents aspects de la réponse mécanique du muscle.

Divers aspects de la physiologie du muscle.

L'unité physiologique de l'organisme.

1° *Un exemple d'adaptation fonctionnelle : l'activité cardiaque.*

Observation de l'automatisme du cœur. Principes de la cardiographie. Réalisation et analyse de tracés.

Interprétation de tracés montrant l'action du système nerveux, de l'acétylcholine et de l'adrénaline sur l'activité cardiaque. Notion de médiateur chimique.

Le support histologique : le tissu myocardique et le tissu nodal.

Quelques réponses adaptatives du cœur et leur interprétation.

2° *Quelques exemples de relations humorales.*

La découverte de la sécrétine, d'après le travail de Bayliss et Starling. Description et, si possible, réalisation d'une expérience d'injection de sécrétine duodénale chez le Rat. Interprétation des résultats.

Étude d'une glande endocrine et de son fonctionnement. Notion de corrélation humorale.

3° *Le sang et le milieu intérieur.*

Manipulations mettant en évidence quelques constituants du plasma sanguin et les principaux constituants de l'urine. Comparaisons, qualitative et quantitative, sur un exemple.

Le sang, liquide de transport des éléments utilisés par les cellules et des déchets du métabolisme.

Nécessité de la constance du milieu intérieur : le rôle particulier de l'élimination urinaire.

II. - LA CELLULE. QUELQUES ASPECTS DE LA VIE CELLULAIRE

L'organisation de la cellule.

Réalisation et examen microscopique de préparations de cellules vivantes et de cellules colorées, animales et végétales.

Examen d'électronographies faisant apparaître quelques aspects de l'ultrastructure cellulaire.

La théorie cellulaire. L'unité de plan d'organisation de la cellule. L'importante extension des surfaces dans la structure de la cellule.

Quelques aspects de la biologie cellulaire.

Étude pratique du déplacement d'un organisme unicellulaire et de mouvements intracellulaires.

Étude de quelques échanges cellulaires (cellule animale et cellule végétale). Mise en évidence de quelques réserves.

Quelques aspects de la nutrition de la cellule. Rapports entre organisation et vie cellulaire ; surfaces intracellulaires et enzymes.

La division cellulaire.

Réalisation et examen de préparations colorées (ou de microphotographies) mettant en évidence les étapes d'une mitose.

Examen de documents montrant des ultrastructures nucléaires et mettant en évidence les deux types d'acides nucléiques et leur localisation.

Généralité du mécanisme de la mitose. Importance de la mitose : le maintien de la formule chromosomique, la duplication du matériel chromosomique et la synthèse de l'ADN.

III. - QUELQUES ASPECTS DE LA REPRODUCTION DES ÊTRES VIVANTS

Le problème de la fécondation.

Examen de préparations et de microphotographies montrant des cellules sexuelles (animales et végétales) et les phases d'une fécondation (fusion des noyaux).

Généralité de la fécondation. Nécessité d'une réduction du nombre des chromosomes. La méïose. Concept de cycle chromosomique.

Reproduction chez les Mammifères.

Mise en évidence, par la dissection, des organes génitaux, mâle et femelle, d'un Mammifère.

Examen de préparations microscopiques de testicules et d'ovaires de Mammifères.

Les cycles sexuels des Mammifères : cycle ovarien, cycle hormonal et cycle des effecteurs.

Reproduction chez les Spermaphytes.

Étude pratique de la structure d'une étamine et du pollen, d'un ovaire et de l'ovule.

Réalisation et analyse de germinations de grains de pollen et mise en évidence d'un chimiotropisme.

Étude pratique d'une graine.

Les phases de la reproduction d'un Spermaphyte. La vie ralentie d'une graine et l'entrée en vie active. Notion de cycle de développement. Rapports entre cycle de développement et cycle chromosomique.

La multiplication végétative.

Étude pratique de quelques exemples de multiplication végétative chez les végétaux, les animaux, les Bactéries.

Rapports entre multiplication végétative et reproduction sexuée : notion de clone.

Multiplication végétative et sexualité chez les Bactéries. Cas particulier des Virus.

IV. - QUELQUES PROBLÈMES DE GÉNÉTIQUE ET D'ÉVOLUTION

La variation.

Étude biométrique de la variation dans une lignée pure et dans une population. Analyse et exploitation des résultats quantitatifs. Paramètres caractéristiques d'une distribution de fréquence.

Variations somatiques (somations) et variations héréditaires (mutations). Variation et sélection. Idée de la diversité des races dans une espèce animale domestique ou une plante cultivée.

Notion, critères et définition de l'espèce.

L'hérédité et la génétique moderne.

1° *Lois statistiques de la transmission des caractères héréditaires.*

Étude, sur un exemple, de la descendance de parents qui ne diffèrent que par un seul caractère. Dominance. Pureté des gamètes.

Analyse et interprétation de résultats statistiques des descendants de parents qui diffèrent par deux caractères. Ségrégation indépendante des caractères.

Analyse de résultats statistiques non conformes à la ségrégation indépendante des caractères : linkage et crossing-over.

Principe de l'établissement d'une carte factorielle. Notion de gène.

2° *L'hérédité chez l'Homme.*

Étude sur pedigrees d'un cas simple d'hérédité chez l'Homme et d'un cas d'hérédité liée au sexe. Les chromosomes humains.

3° *Les étapes récentes de la génétique.*

Müller et la production des mutations par les rayons X.

Beadle et Tatum et la correspondance « un gène, une enzyme ».

Watson et Crick et la structure de l'ADN ; le code génétique.

Lwoff, Monod et Jacob et l'exploitation de l'information génétique.

L'évolution.

1° *Quelques grandes étapes de l'évolution de la vie.*

A) *De l'apparition de la vie à la conquête du milieu aérien.* - Étude de quelques documents précambriens et de quelques fossiles de l'ère primaire, animaux et végétaux. Essai de reconstitution de paysages de l'ère primaire.

Le précambrien et le problème de l'apparition de la vie.

Le primaire et l'apparition des Vertébrés et des végétaux vasculaires ; la conquête du milieu aérien.

B) *Les adaptations d'un groupe paléontologique à l'ère secondaire.* - Étude d'un nombre limité de documents sur les Reptiles secondaires faisant apparaître les caractères du groupe et la diversité des adaptations.

Essai de reconstitution de quelques paysages de l'ère secondaire.

C) *L'évolution d'un groupe à l'ère tertiaire.* - Étude de documents concernant des Mammifères du gypse du bassin de Paris. La naissance de la paléontologie des Vertébrés. Cuvier et le principe de la corrélation des organes.

Étude de documents concernant l'évolution d'un groupe de Mammifères tertiaires.

Le relaiement des groupes. Problèmes posés par quelques formes fossiles intermédiaires.

2° *Quelques faits actuels suggérant l'idée d'évolution.*

Étude pratique, par la dissection, et, éventuellement, à partir d'échantillons, de l'organisation comparée, au choix du professeur, soit du cœur et des arcs aortiques, soit de l'appareil respiratoire des Vertébrés.

Présentation de quelques autres faits suggérant l'idée d'évolution : organes rudimentaires et le principe d'homologie d'É. Geoffroy Saint-Hilaire ; interprétation d'un fait de parasitisme.

3° *Origine et évolution de l'Homme.*

Analyse de documents paléontologiques et de documents d'archéologie préhistorique.

Esquisse de l'histoire de l'Homme et de son origine.

4° *Les théories de l'évolution.*

3° *Le sang et le milieu intérieur.*

Manipulations mettant en évidence quelques constituants du plasma sanguin et les principaux constituants de l'urine. Comparaisons, qualitative et quantitative, sur un exemple.

Le sang, liquide de transport des éléments utilisés par les cellules et des déchets du métabolisme.

Nécessité de la constance du milieu intérieur : le rôle particulier de l'élimination urinaire.

II. - LA CELLULE. QUELQUES ASPECTS DE LA VIE CELLULAIRE

L'organisation de la cellule.

Réalisation et examen microscopique de préparations de cellules vivantes et de cellules colorées, animales et végétales.

Examen d'électronographies faisant apparaître quelques aspects de l'ultrastructure cellulaire.

La théorie cellulaire. L'unité de plan d'organisation de la cellule. L'importante extension des surfaces dans la structure de la cellule.

Quelques aspects de la biologie cellulaire.

Étude pratique du déplacement d'un organisme unicellulaire et de mouvements intracellulaires.

Étude de quelques échanges cellulaires (cellule animale et cellule végétale). Mise en évidence de quelques réserves.

Quelques aspects de la nutrition de la cellule. Rapports entre organisation et vie cellulaire ; surfaces intracellulaires et enzymes.

La division cellulaire.

Réalisation et examen de préparations colorées (ou de microphotographies) mettant en évidence les étapes d'une mitose.

Examen de documents montrant des ultrastructures nucléaires et mettant en évidence les deux types d'acides nucléiques et leur localisation.

Généralité du mécanisme de la mitose. Importance de la mitose : le maintien de la formule chromosomique, la duplication du matériel chromosomique et la synthèse de l'ADN.

III. - QUELQUES ASPECTS DE LA REPRODUCTION DES ÊTRES VIVANTS

Le problème de la fécondation.

Examen de préparations et de microphotographies montrant des cellules sexuelles (animales et végétales) et les phases d'une fécondation (fusion des noyaux).

Généralité de la fécondation. Nécessité d'une réduction du nombre des chromosomes. La méïose. Concept de cycle chromosomique.

Reproduction chez les Mammifères.

Mise en évidence, par la dissection, des organes génitaux, mâle et femelle, d'un Mammifère.

Examen de préparations microscopiques de testicules et d'ovaires de Mammifères.

Les cycles sexuels des Mammifères : cycle ovarien, cycle hormonal et cycle des effecteurs.

Reproduction chez les Spermaphytes.

Étude pratique de la structure d'une étamine et du pollen, d'un ovaire et de l'ovule.

Réalisation et analyse de germinations de grains de pollen et mise en évidence d'un chimiotropisme.

Étude pratique d'une graine.

Les phases de la reproduction d'un Spermaphyte. La vie ralentie d'une graine et l'entrée en vie active. Notion de cycle de développement. Rapports entre cycle de développement et cycle chromosomique.

La multiplication végétative.

Étude pratique de quelques exemples de multiplication végétative chez les végétaux, les animaux, les Bactéries.

Rapports entre multiplication végétative et reproduction sexuée : notion de clone.

Multiplication végétative et sexualité chez les Bactéries. Cas particulier des Virus.

IV. - QUELQUES PROBLÈMES DE GÉNÉTIQUE ET D'ÉVOLUTION

La variation.

Étude biométrique de la variation dans une lignée pure et dans une population. Analyse et exploitation des résultats quantitatifs. Paramètres caractéristiques d'une distribution de fréquence.

Variations somatiques (somations) et variations héréditaires (mutations). Variation et sélection. Idée de la diversité des races dans une espèce animale domestique ou une plante cultivée.

Notion, critères et définition de l'espèce.

L'hérédité et la génétique moderne.

1° *Lois statistiques de la transmission des caractères héréditaires.*

Étude, sur un exemple, de la descendance de parents qui ne diffèrent que par un seul caractère. Dominance. Pureté des gamètes.

Analyse et interprétation de résultats statistiques des descendants de parents qui diffèrent par deux caractères. Ségrégation indépendante des caractères.

Analyse de résultats statistiques non conformes à la ségrégation indépendante des caractères : linkage et crossing-over.

Principe de l'établissement d'une carte factorielle. Notion de gène.

2° *L'hérédité chez l'Homme.*

Étude sur pedigrees d'un cas simple d'hérédité chez l'Homme et d'un cas d'hérédité liée au sexe. Les chromosomes humains.

3° *Les étapes récentes de la génétique.*

Müller et la production des mutations par les rayons X.

Beadle et Tatum et la correspondance « un gène, une enzyme ».

Watson et Crick et la structure de l'ADN ; le code génétique.

Lwoff, Monod et Jacob et l'exploitation de l'information génétique.

L'évolution.

1° *Quelques grandes étapes de l'évolution de la vie.*

A) *De l'apparition de la vie à la conquête du milieu aérien.* - Étude de quelques documents précambriens et de quelques fossiles de l'ère primaire, animaux et végétaux. Essai de reconstitution de paysages de l'ère primaire.

Le précambrien et le problème de l'apparition de la vie.

Le primaire et l'apparition des Vertébrés et des végétaux vasculaires ; la conquête du milieu aérien.

B) *Les adaptations d'un groupe paléontologique à l'ère secondaire.* - Étude d'un nombre limité de documents sur les Reptiles secondaires faisant apparaître les caractères du groupe et la diversité des adaptations.

Essai de reconstitution de quelques paysages de l'ère secondaire.

C) *L'évolution d'un groupe à l'ère tertiaire.* - Étude de documents concernant des Mammifères du gypse du bassin de Paris. La naissance de la paléontologie des Vertébrés. Cuvier et le principe de la corrélation des organes.

Étude de documents concernant l'évolution d'un groupe de Mammifères tertiaires.

Le relaiement des groupes. Problèmes posés par quelques formes fossiles intermédiaires.

2° *Quelques faits actuels suggérant l'idée d'évolution.*

Étude pratique, par la dissection, et, éventuellement, à partir d'échantillons, de l'organisation comparée, au choix du professeur, soit du cœur et des arcs aortiques, soit de l'appareil respiratoire des Vertébrés.

Présentation de quelques autres faits suggérant l'idée d'évolution : organes rudimentaires et le principe d'homologie d'É. Geoffroy Saint-Hilaire ; interprétation d'un fait de parasitisme.

3° *Origine et évolution de l'Homme.*

Analyse de documents paléontologiques et de documents d'archéologie préhistorique.

Esquisse de l'histoire de l'Homme et de son origine.

4° *Les théories de l'évolution.*

AUX ÉLÈVES DE TERMINALE D

Vous voici au seuil de votre dernière année d'études secondaires, dans une classe où l'enseignement de la Biologie va constituer une pièce maîtresse de votre formation. Que pouvez-vous attendre de cette discipline ? Quelle est sa valeur propre ?

Vous serez peut-être surpris par l'importance des travaux pratiques, encore plus grande qu'en Première D : trois heures pour une heure de cours. Ces exercices pratiques constituent l'essentiel de l'enseignement de la Biologie, dont c'est là l'originalité. Le plus souvent, vous partirez de l'observation, de la dissection, de l'expérimentation. L'objet de l'étude sera sur votre table : il n'y aura pas d'intermédiaire entre le fait et vous. Vous devrez donc apprendre à décrire objectivement les phénomènes, apprendre à séparer avec rigueur ce qui est observation indubitable de tout début d'interprétation. Existe-t-il meilleur exercice pour développer l'esprit critique ?

Beaucoup d'entre vous se destinent à des carrières où les sciences de la vie jouent un rôle important. Cette année de Terminale D doit donc vous donner aussi une culture générale vous permettant d'aborder l'enseignement supérieur. Physiologie générale, Biologie cellulaire, Reproduction, Hérédité, Évolution, tels sont les grands titres de votre programme. Ces questions vous ouvriront des horizons sur les problèmes les plus étudiés actuellement.

Le présent ouvrage peut vous paraître bien lourd, mais vous constaterez que cette importance est due à une abondante illustration en couleurs destinée à rendre votre tâche plus facile. Entraînez-vous à reproduire les dessins, exercice qui favorise le travail d'assimilation.

Puisse la lecture de ce livre contribuer à vous faire aimer cette science passionnante qu'est la recherche des mécanismes délicats et précis de la Vie !

CH. DÉSIRÉ.

PREMIÈRE PARTIE

QUELQUES
PROBLÈMES BIOLOGIQUES
RELATIFS A L'HOMME

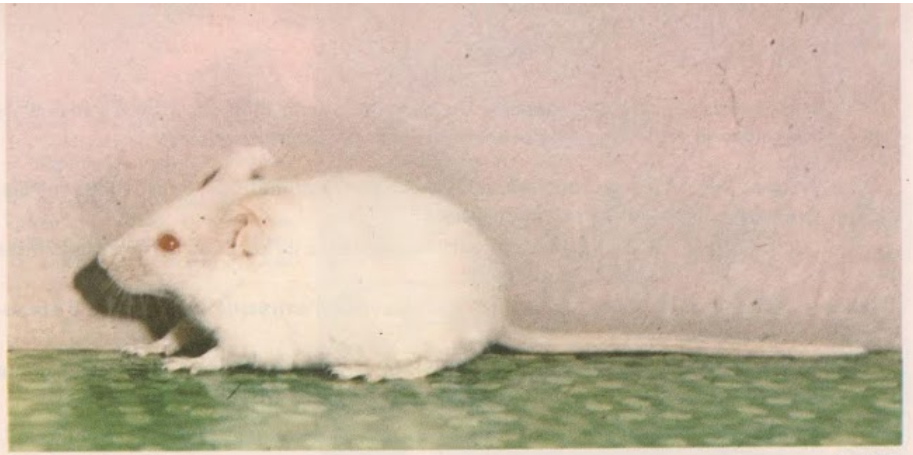


FIG. 1. - *Souris blanche.* *Cl. Vallin*

ORGANISATION GÉNÉRALE D'UN ANIMAL VERTÉBRÉ : LA SOURIS BLANCHE

Étudier l'organisation d'un animal, c'est d'abord décrire son aspect et sa forme ***(anatomie externe),*** *puis, par la dissection, observer la disposition et la structure de ses organes* ***(anatomie interne).*** *L'anatomie est l'une des plus anciennes branches de la biologie, ou science de la vie : depuis l'Antiquité, des savants ont décrit des animaux et pratiqué des dissections.*

La Souris blanche, que nous allons étudier, n'est autre que la variété « albinos » de la Souris grise sauvage. Elle est utilisée couramment dans les laboratoires en raison de son élevage facile et de sa reproduction rapide.

A - ANATOMIE EXTERNE

L'étude des différentes parties du corps, ou morphologie, nous montre les trois parties d'un animal vertébré :

— **la tête ;**
— **le tronc avec les membres ;**
— **la queue.**

La Souris est entièrement recouverte de **poils** comme tous les animaux appartenant à la **classe des Mammifères** (fig. 1).

La tête Elle est surmontée par les deux pavillons mobiles des oreilles ; les yeux, arrondis et placés latéralement, sont protégés par deux paupières mobiles. Au-dessous des narines, le museau, fendu verticalement jusqu'à la bouche (bec-de-lièvre), découvre

la pointe de 4 incisives très développées. De chaque côté du museau, 3 ou 4 rangées de longs poils raides et sensibles, les vibrisses, forment les moustaches.

Le tronc et les membres

Le tronc, allongé, est grossièrement cylindrique. Sur la face ventrale, on observe des orifices :

— l'anus situé à la partie postérieure du corps en arrière des orifices urinaire et génital ;

— chez le mâle, un seul orifice uro-génital, qui s'ouvre à l'extrémité d'un organe d'accouplement, le pénis ;

— chez la femelle, deux orifices séparés : l'orifice génital, ou vulve, est précédé d'une papille urinaire.

Chez la femelle, on voit sur la face ventrale 3 paires de mamelles qui sécrètent le lait, liquide nutritif indispensable aux petits après leur naissance.

Les membres antérieurs sont assez courts et présentent les 3 parties caractéristiques du membre des Vertébrés tétrapodes (tétrapodes = à 4 membres) : bras, avant-bras et main. La main possède 4 doigts armés de petites griffes.

Les membres postérieurs sont un peu plus développés et présentent les 3 parties suivantes : cuisse, jambe et pied. Le pied possède 5 doigts pourvus, eux aussi, de petites griffes.

Sur la paume et sur la plante du pied, on observe de petites saillies arrondies, les callosités plantaires, qui fonctionnent comme des pelotes adhésives.

La queue

La queue, longue et effilée, est recouverte d'écailles cornées, disposées en anneaux, et de poils raides et courts.

B - ANATOMIE INTERNE

Son étude fait intervenir obligatoirement la technique de la dissection.

Sur une Souris tuée par l'action du chloroforme ou de l'éther, on incise ventralement la peau depuis l'extrémité de l'abdomen jusqu'au menton, puis le long des membres. La peau est rabattue latéralement et fixée sur le fond de la cuvette par des épingles (fig. 2).

Cl. Vallin

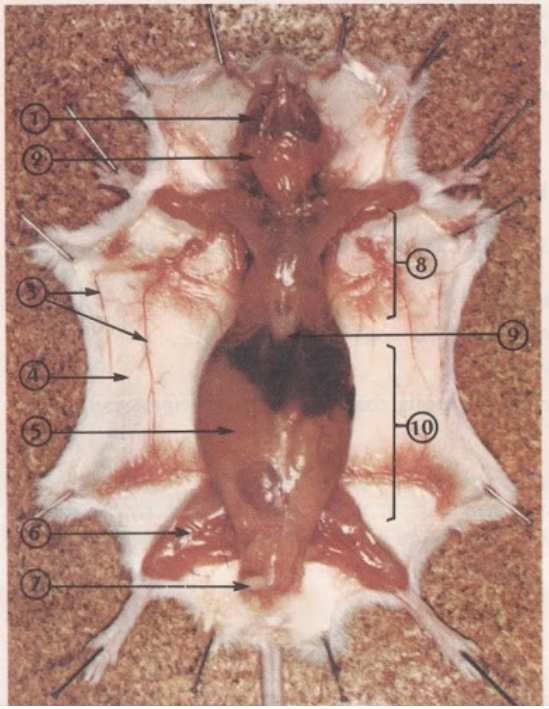


FIG. 2. - *Dissection. 1er temps : 1. Muscles masticateurs. 2. Glandes salivaires. 3. Vaisseaux sanguins. 4. Tissu conjonctif sous-cutané. 5. Muscles abdominaux. 6. Muscles squelettiques. 7. Pénis. 8. Thorax. 9. Sternum. 10. Abdomen.*

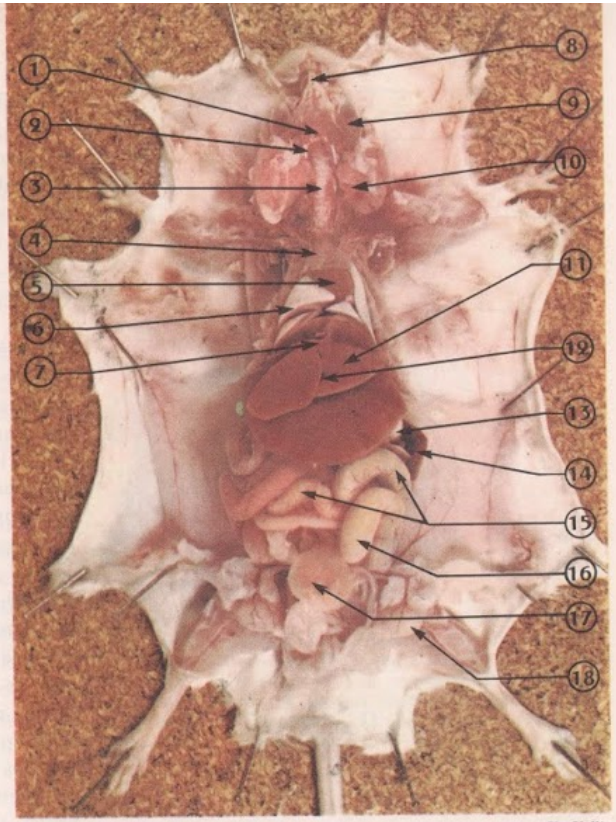


FIG. 3. - *Dissection. 2e temps : Organes en place. 1. Larynx. 2. Thyroïde. 3. Trachée-artère. 4. Thymus. 5. Cœur. 6. Poumon droit. 7. Diaphragme. 8. Incisives. 9. Masséters. 10. Glandes salivaires. 11. Foie. 12. Vésicule biliaire. 13. Estomac. 14. Rate. 15. Intestin. 16. Cæcum. 17. Vessie. 18. Testicule.*

Cl. Vallin

La peau et les muscles

La **peau,** organe de revêtement de toute la surface du corps, porte une fourrure constituée de poils de nature cornée. Ces poils sont produits par l'**épiderme,** partie superficielle de la peau ; la partie interne, humide, luisante, élastique, assez richement vascularisée, est appelée **derme.** On observe également de la graisse et des muscles peauciers.

Les muscles revêtent la cage thoracique, limitée par les côtes et le sternum, et la région abdominale. Ce sont des organes roses, charnus, bien développés dans les membres.

Les organes en place

La paroi musculaire étant incisée et rabattue, les côtes sectionnées (fig. 3), on voit que l'intérieur du corps est divisé en deux parties, la cavité thoracique et la cavité abdominale, séparées par un muscle membraneux : le **diaphragme.** On peut alors observer les organes en place :

— dans la région du cou, de part et d'autre de la trachée, et sous la mâchoire inférieure, on observe un amas glandulaire, les **glandes salivaires,** et une paire de muscles volumineux, les **masséters,** muscles masticateurs. La trachée-artère, renforcée par des anneaux cartilagineux et surmontée par le larynx, cache l'**œsophage,** situé dorsalement par rapport à elle. A la partie supérieure de la trachée se trouve la **glande thyroïde,** nettement bilobée, de couleur rouge, et à la partie inférieure une glande plus grosse, rosée et spongieuse, le **thymus ;**

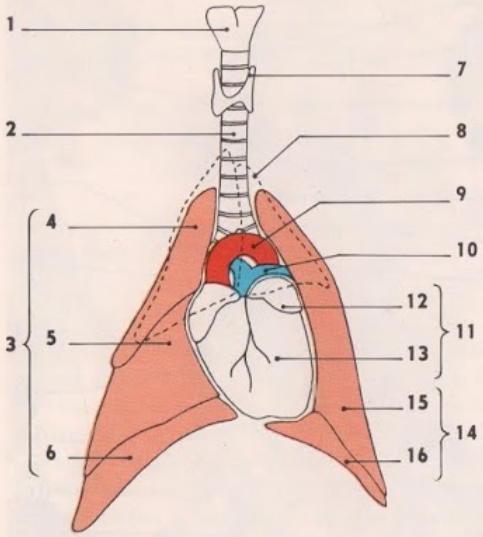


FIG. 4. - *Cœur, gros vaisseaux et appareil respiratoire.* 1. *Larynx.* 2. *Trachée-artère.* 3. *Poumon droit.* 4. *Lobe supérieur.* 5. *Lobe moyen.* 6. *Lobe inférieur.* 7. *Thyroïde.* 8. *Emplacement du thymus.* 9. *Artère aorte.* 10. *Artère pulmonaire.* 11. *Cœur.* 12. *Oreillette gauche.* 13. *Ventricules.* 14. *Poumon gauche.* 15. *Lobe supérieur.* 16. *Lobe inférieur.*

— **la cavité thoracique** (fig. 4) montre, au centre, le **cœur,** enfermé dans le péricarde. Il comprend deux ventricules et deux oreillettes, ces dernières plus foncées que les ventricules. A la partie supérieure du cœur, en dégageant un peu le thymus, on peut observer les vaisseaux afférents, ou veines, et les vaisseaux efférents, ou artères.

Le cœur est encadré par les deux **poumons,** rosés et spongieux. Le poumon gauche est formé de deux lobes, le poumon droit de trois lobes principaux. La partie postérieure des poumons s'appuie sur le diaphragme ;

— **la cavité abdominale,** surmontée par le diaphragme, présente un **foie** volumineux, découpé en 5 lobes principaux, recouvrant à gauche un organe plus clair, l'**estomac.** Près de ce dernier se trouve un organe rouge, la **rate.** La plus grande partie de la cavité abdominale est occupée par les nombreuses circonvolutions de l'**intestin** maintenues en place par une fine membrane transparente, le **mésentère.**

La partie postérieure de cette cavité contient l'appareil **uro-génital** caché en partie par l'intestin.

Dissection et étude de l'appareil digestif

Pour observer l'appareil digestif on doit enlever le cœur, les poumons, la trachée-artère et rabattre la mâchoire inférieure en conservant ses rapports avec l'œsophage.

a) **Le tube digestif** (fig. 5).

Dans la cavité buccale se trouvent la langue et les dents.

La denture comprend, à chaque mâchoire, 2 incisives arquées, terminées en biseau, dirigées vers l'avant ; ces dents à croissance continue fonctionnent comme un ciseau de menuisier et découpent des copeaux dans les aliments durs. Il n'y a pas de canines ; l'espace vide est appelé barre. Chaque demi-mâchoire porte 3 molaires pourvues de saillies et de replis d'émail transversaux. Les condyles d'articulation de la mâchoire inférieure sont étroits et allongés de l'avant vers l'arrière ; aussi la mâchoire inférieure se déplace-t-elle principalement dans cette direction. Au cours de la mastication les molaires décrivent des ellipses allongées et fonctionnent comme des râpes. La formule dentaire est la suivante :

$$\frac{1}{1}\,I + \frac{0}{0}\,C + \frac{3}{3}\,M.$$

Cette denture est caractéristique des **Mammifères** herbivores de l'ordre des **Rongeurs.**

Dans la bouche, on observe la langue, et, en arrière, l'entrée du pharynx.

L'œsophage, long et étroit, débouche dans l'estomac par le cardia.

L'estomac, assez volumineux, forme une poche disposée obliquement ; l'orifice de sortie, ou pylore, est marqué par un étranglement.

L'intestin est très long : **l'intestin grêle** débute par le duodénum, qui forme une anse, se poursuit par un long tube, le jéjunum, et se termine par l'iléon ; le **gros intestin** présente à son début un diverticule volumineux, le cæcum, d'où part le côlon qui présente des dilatations séparées par des étranglements et se termine par le rectum qui aboutit à l'anus.

La longueur importante de l'intestin grêle et la présence d'un cæcum développé sont des particularités des Mammifères à régime herbivore.

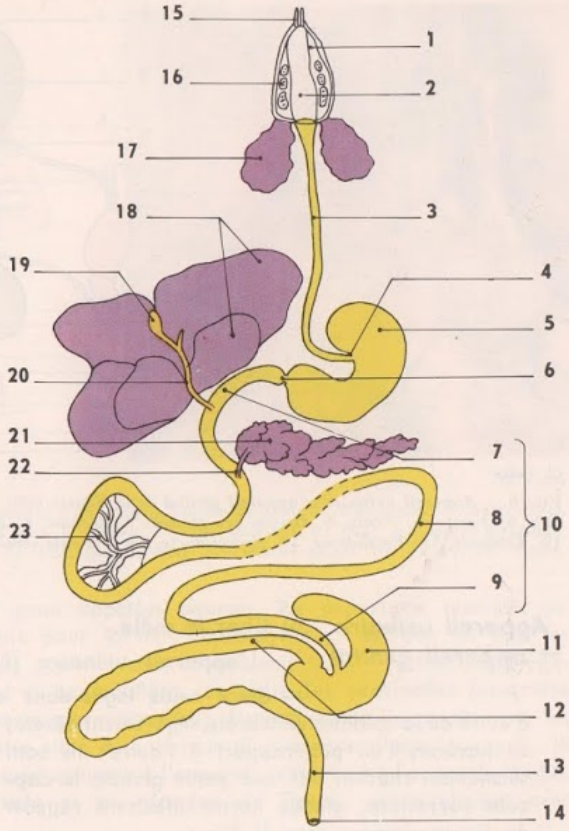


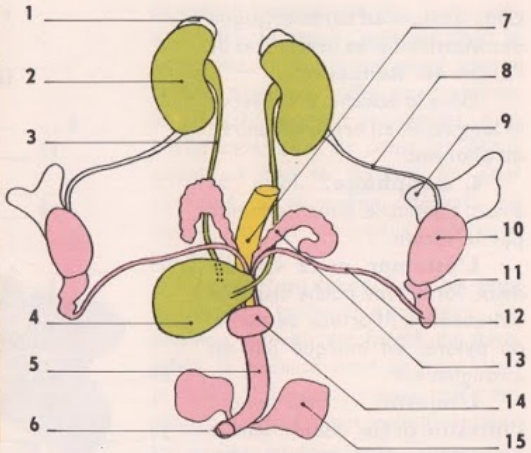
FIG. 5. - *Appareil digestif.* 1. *Plancher buccal.* 2. *Langue.* 3. *Œsophage.* 4. *Cardia.* 5. *Estomac.* 6. *Pylore.* 7. *Duodénum.* 8. *Jéjunum.* 9. *Iléon.* 10. *Intestin grêle.* 11. *Cæcum.* 12. *Côlon.* 13. *Rectum.* 14. *Anus.* 15. *Incisives inférieures.* 16. *Molaires.* 17. *Glandes salivaires.* 18. *Lobes du foie.* 19. *Vésicule biliaire.* 20. *Canal cholédoque.* 21. *Pancréas.* 22. *Canal pancréatique.* 23. *Mésentère.*

b) **Les glandes digestives :**

— les **glandes salivaires,** volumineuses, sont bien visibles sous la mâchoire inférieure ; elles sécrètent la salive, déversée dans la cavité buccale par les canaux salivaires ;

— le **foie,** grosse glande brune, se divise en 5 lobes irréguliers ; il produit la bile, évacuée par les canaux hépatiques qui se réunissent pour former le canal cystique aboutissant à une vésicule biliaire assez volumineuse. La bile est ensuite évacuée dans le duodénum par le canal cholédoque ;

— le **pancréas,** de couleur claire, formé de nombreux lobes, est logé dans l'anse duodénale ; le suc pancréatique se déverse dans le duodénum par un canal qui débouche assez loin du canal cholédoque.



Cl. Vallin

FIG. 6. - *Appareil urinaire et appareil génital de la Souris mâle. 1. Capsule surrénale. 2. Rein. 3. Uretère. 4. Vessie. 5. Pénis. 6. Orifice uro-génital. 7. Rectum. 8. Ligament suspenseur. 9. Corps adipeux. 10. Testicule. 11. Épididyme. 12. Spermiducte. 13. Vésicule séminale. 14. Prostate. 15. Glande de Tyson.*

Appareil urinaire et appareil génital

a) **Chez le mâle.**

L'**appareil urinaire** (fig. 6) comprend :

— **deux reins** logés dans la cavité abdominale, de part et d'autre de la colonne vertébrale, légèrement décalés en hauteur, l'un par rapport à l'autre ; ils sont surmontés, chacun, par une petite glande, la **capsule surrénale,** glande hormonale, sans rapport de fonctionnement avec le rein ;

— **deux uretères** qui s'échappent de la partie concave des reins, ou hile ; ils conduisent l'urine jusqu'à la **vessie,** où ils débouchent obliquement ; de la vessie part l'**urètre** qui s'ouvre à l'extérieur par l'**orifice urinaire.**

L'**appareil génital** (fig. 6 et 7) est constitué par :

— **deux testicules,** glandes génitales mâles, productrices de **spermatozoïdes** (cellules reproductrices mâles) ;

— des **canaux ;**

— des **glandes annexes.**

Les deux testicules, blanchâtres, de forme ovoïde, sont logés pendant la période de reproduction dans

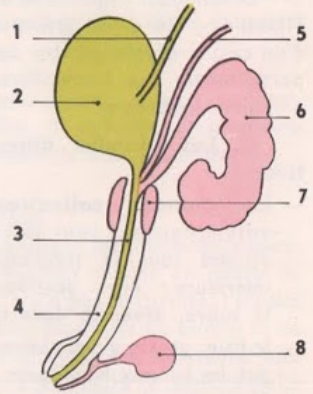
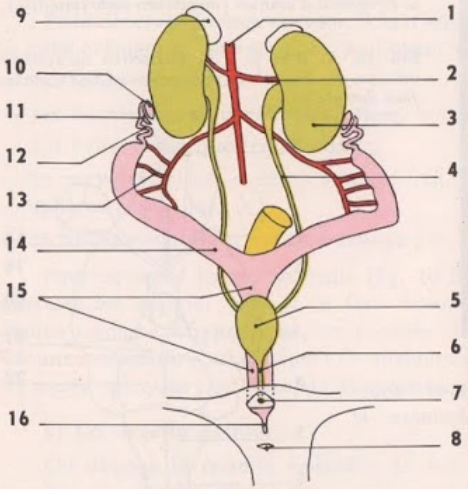
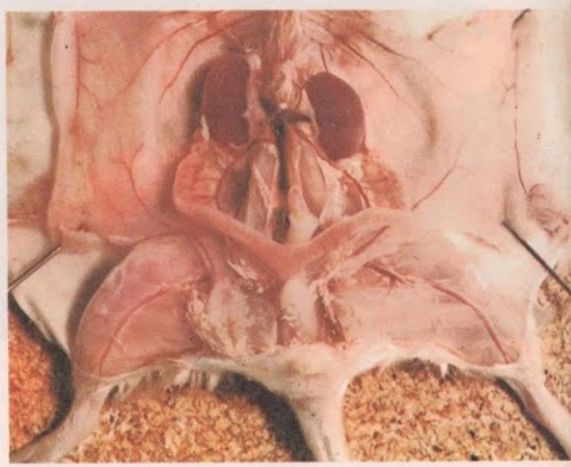


FIG. 7. - *Rapports entre voies urinaires et voies spermatiques. Profil schématique. 1. Uretère. 2. Vessie. 3. Urètre. 4. Pénis. 5. Spermiducte. 6. Vésicule séminale. 7. Prostate. 8. Glande de Tyson.*





Cl. Vallin

FIG. 8. - *Appareil urinaire et appareil génital d'une Souris femelle au début de la gestation. 1. Artère aorte. 2. Artère rénale. 3. Rein. 4. Uretère. 5. Vessie. 6. Urètre. 7. Orifice urinaire. 8. Anus. 9. Capsule surrénale. 10. Ovaire. 11. Pavillon. 12. Oviducte. 13. Vaisseaux utérins. 14. Utérus dilaté. 15. Vagin. 16. Vulve.*

des expansions externes de la peau appelées bourses. Au départ du testicule, un canal, le **spermiducte,** s'enroule pour former l'**épididyme ;** c'est par lui que les spermatozoïdes sont évacués. Les spermiductes débouchent dans l'urètre, relié également à deux vésicules arquées et boursouflées, les **vésicules séminales** (nommées ainsi à tort car on n'y trouve pas de spermatozoïdes). Au moment de l'accouplement, les spermatozoïdes passent par l'urètre situé à l'intérieur d'un organe d'accouplement : le **pénis.** Donc, chez le mâle, l'urètre est commun à l'appareil urinaire et à l'appareil génital. Des glandes annexes, la **prostate** et les **glandes de Tyson,** communiquent avec l'urètre.

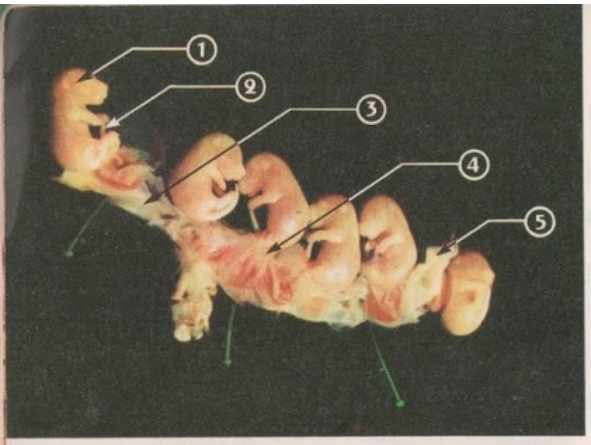
b) **Chez la femelle** (fig. 8).

L'**appareil urinaire** est identique à celui du **mâle.**

L'**appareil génital** est plus simple que chez le mâle. Au voisinage des reins, on voit, à la loupe, deux minuscules glandes blanches portant des points roses : ce sont les **ovaires,** glandes génitales femelles productrices d'**ovules** (cellules reproductrices femelles). A proximité de chaque ovaire, un petit organe en forme de coupe, **le pavillon,** est destiné à recueillir les ovules qui, à maturité, se détachent de l'ovaire. Le pavillon se prolonge par un court canal très sinueux : **l'oviducte.** L'ensemble pavillon et oviducte constitue **la trompe.** L'oviducte se renfle pour donner **l'utérus ;** les deux utérus se réunissent en un **vagin,** organe d'accouplement qui s'ouvre à l'extérieur par la vulve.

Chez la femelle, l'appareil génital est donc distinct de l'appareil urinaire.

Après l'accouplement, les ovules sont fécondés dans l'oviducte **(fécondation interne) ;** l'embryon se fixe sur la paroi utérine et s'enferme dans un sac protecteur (fig. 9).



Cl. Villeneuve

FIG. 9. - *Embryons de Souris.* 1. *Embryon.* 2. *Cordon ombilical.* 3. *Paroi utérine.* 4. *Placenta.* 5. *Fragment d'amnios (membrane embryonnaire).*

FIG. 10. A, B et C. - A. *Dissection du système nerveux.* B. *Encéphale, face ventrale.* C. *Névraxe, face dorsale.*

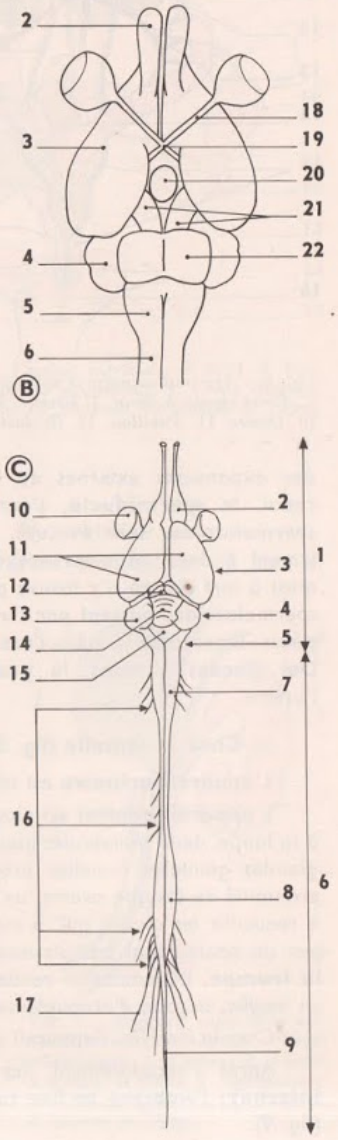
Système nerveux

Nous pourrons observer l'encéphale, la moelle épinière et des nerfs (fig. 10).

a) **L'encéphale.**

La dissection s'effectue sur une Souris ayant séjourné dans une solution de formol, qui durcit le tissu nerveux, puis dans une solution diluée d'acide nitrique qui ramollit les os du crâne et les vertèbres.

Cl. Vallin



1. *Encéphale.* 2. *Lobe olfactif.* 3. *Cerveau.* 4. *Cervelet.* 5. *Bulbe.* 6. *Moelle épinière.* 7. *Renflement brachial.* 8. *Renflement lombaire.* 9. *Filum terminal.* 10. *Œil.* 11. *Hémisphères cérébraux.* 12. *Tubercules quadrijumeaux.* 13. *Hémisphères cérébelleux.* 14. *Vermis.* 15. *4e ventricule.* 16. *Nerfs rachidiens.* 17. *Nerf sciatique.* 18. *Nerf optique. (nerf crânien).* 19. *Chiasma des nerfs optiques.* 20. *Hypophyse.* 21. *Pédoncules cérébraux.* 22. *Protubérance annulaire.*

Pour observer la face dorsale, il faut enlever la peau du crâne et détacher les os de la boîte crânienne ; on voit alors, de l'avant vers l'arrière :

— **les lobes olfactifs ;**
— **les hémisphères cérébraux,** lisses, mais bien développés ;
— **les tubercules quadrijumeaux ;**
— **le cervelet,** plissé, avec un lobe médian, le vermis, et deux lobes latéraux, les hémisphères cérébelleux ;
— **le bulbe rachidien,** qui se prolonge par la moelle épinière.

Pour observer la face ventrale (fig. 10 B), on enlève les os du plafond buccal ; on retrouve les organes vus sur la face dorsale, mais on observe, en outre, une petite glande médiane, l'**hypophyse,** des cordons blancs, les **pédoncules cérébraux,** la **protubérance annulaire,** et le départ de quelques nerfs crâniens comme les **nerfs olfactifs** et les **nerfs optiques ;** ces derniers se croisent, formant le chiasma optique.

b) **La moelle épinière.**

On dégage la **moelle épinière** en retirant soigneusement les vertèbres ramollies par l'acide ; c'est un cordon blanc présentant deux renflements : un renflement au niveau des membres antérieurs, le renflement brachial, et un second renflement au niveau de la ceinture des membres postérieurs, le renflement lombaire. La moelle se termine par un long filament.

De la moelle épinière, partent, par paires, de nombreux **nerfs rachidiens ;** on peut dégager et suivre dans le membre postérieur l'un d'entre eux : le **nerf sciatique.**

FIG. 11. - *Squelette de Souris.*

Cl. Jeanbor - Préparation Claude Claveau « Plasti-sciences »

Squelette (fig. 11)

On peut le diviser en deux parties : le **squelette axial** (crâne, colonne vertébrale, côtes) et le **squelette des membres.**

a) **Le squelette axial.**

Dans le squelette de la tête, on distingue le crâne et la face. Les dents sont implantées dans deux os de la face : le maxillaire supérieur et le maxillaire inférieur, ce dernier étant le seul os mobile de toute la tête.

La **colonne vertébrale** comprend un grand nombre de **vertèbres :**

— 7 vertèbres cervicales ;
— 13 vertèbres thoraciques ;
— 6 vertèbres lombaires ;
— un sacrum formé de 4 vertèbres soudées ;
— 26 à 30 vertèbres caudales.

Les **côtes,** au nombre de 12, sont articulées sur les vertèbres thoraciques et sur le sternum. Les dernières paires, non reliées au sternum, sont des côtes flottantes.

b) **Le squelette des membres.**

Les membres sont reliés au tronc par des ceintures.

La ceinture des membres antérieurs, ou **ceinture scapulaire,** comprend 2 clavicules en forme d'S et 2 omoplates allongées de forme triangulaire. Elle réunit le squelette des membres antérieurs à la cage thoracique.

La ceinture des membres postérieurs, ou **ceinture pelvienne,** est formée par un os volumineux, l'os iliaque, constitué lui-même par 3 os soudés : l'ilion, l'ischion et le pubis.

Les membres sont constitués par les os suivants :

membre antérieur	membre postérieur
ceinture scapulaire : clavicule, omoplate.	ceinture pelvienne : os iliaque.
bras : humérus.	cuisse : fémur.
avant-bras : radius et cubitus.	jambe : tibia et péroné soudés dans leur tiers inférieur.
os du poignet ou carpe : carpiens de très petite taille.	os du cou-de-pied, ou tarse : tarsiens, dont le plus développé, le calcanéum, forme le talon.
os de la paume de la main : 4 métacarpiens.	os de la plante du pied : 5 métatarsiens.
4 doigts : phalanges.	5 doigts : phalanges.

On remarque que le membre antérieur et le membre postérieur présentent le même plan d'organisation.

La Souris repose uniquement sur les doigts des membres antérieurs (digitigrade des membres antérieurs) et sur la plante des pieds (plantigrade des membres postérieurs).

C - VUE D'ENSEMBLE SUR LE RÔLE DES DIFFÉRENTS APPAREILS ET SUR LEUR INTERDÉPENDANCE

L'étude de l'anatomie externe et de l'anatomie interne de la Souris nous a montré que le corps de cet animal est formé par un certain nombre d'organes groupés en appareils accomplissant les différentes fonctions indispensables à la vie. Chaque appareil paraît doué d'une individualité anatomique et spécialisé dans une fonction déterminée :

— **l'appareil digestif** transforme les aliments ingérés, souvent solides et de constitution chimique complexe, en aliments liquides, solubles et chimiquement plus simples, pouvant pénétrer dans le milieu intérieur (sang, lymphe) ;

— **l'appareil circulatoire,** dont nous avons observé le cœur et le départ des vaisseaux, fait circuler dans les organes le sang qui leur apporte l'oxygène et les aliments digérés nécessaires à leur nutrition et à leur production d'énergie.

Le sang transporte aussi les déchets, poisons produits au cours du fonctionnement des organes, vers les organes excréteurs qui les éliminent ;

— **l'appareil respiratoire** permet au sang de se débarrasser du gaz carbonique produit par l'organisme et de s'enrichir en oxygène ;

— **l'appareil excréteur,** en particulier **l'appareil urinaire,** puise dans le sang des substances de déchet, urée, acide urique, qu'il rejette à l'extérieur ;

— **l'appareil reproducteur mâle** et **l'appareil reproducteur femelle** forment, dans les testicules et dans les ovaires, les gamètes, spermatozoïdes chez le mâle et ovules chez la femelle, qui assurent après fécondation la perpétuation de l'espèce ;

— **l'appareil squelettique** assure par sa solidité le soutien du corps, dont il constitue la charpente ;

— **l'appareil musculaire** est formé des muscles, qui assurent, par leurs contractions, la mobilité du squelette (muscles squelettiques) ; par leur volume et par leur masse, ils contribuent à la morphologie du corps, auquel ils donnent son modelé.

D'autres muscles, les muscles viscéraux, situés dans les parois des organes internes, assurent certains mouvements : contractions du cœur, de l'estomac, de l'intestin... ;

— le **système nerveux** est doué de fonctions multiples :
  — il met l'animal en rapport avec le milieu extérieur par l'intermédiaire des organes des sens et des nerfs sensitifs ;
  — il commande, par ses nerfs moteurs, les contractions des muscles ;
  — le système nerveux assure aussi le réglage du fonctionnement de la plupart des organes internes (cœur, appareil digestif, appareil respiratoire) ;
  — enfin les centres nerveux supérieurs de l'encéphale sont le siège des manifestations du psychisme et des instincts de l'animal ;

— **l'appareil tégumentaire** (peau, poils, glandes sudoripares...) protège les organes internes contre les atteintes du milieu extérieur ; il a un rôle dans la sensibilité générale tactile, thermique et douloureuse, et un rôle d'excrétion (sueur).

Chacun de ces appareils accomplit une fonction déterminée et paraît donc doué d'une individualité anatomique et physiologique, ce qui pourrait faire penser que ces différents appareils sont indépendants les uns des autres. En réalité, en abordant la physiologie par l'étude des grandes fonctions de l'organisme, nous verrons que leur ensemble forme un tout homogène, qu'elles sont étroitement solidaires et peuvent faire intervenir chacune le fonctionnement de plusieurs appareils : l'organisme est un tout fonctionnel. C'est la loi de l'**unité fonctionnelle** d'un animal supérieur.

Ces grandes fonctions peuvent être classées de la façon suivante :

1° **Les fonctions de relation** permettent à l'animal d'enregistrer les variations du milieu extérieur, de réagir à ces variations et de se déplacer dans le milieu. Ces fonctions de relation font donc intervenir plusieurs appareils, organes des sens, système nerveux, muscles et squelette, qui fonctionnent en corrélation.

2° **Les fonctions de nutrition** assurent à l'animal les substances indispensables au fonctionnement de ses organes, à sa croissance, à sa production d'énergie, au maintien de sa vie. Elles font intervenir les appareils digestif, circulatoire, respiratoire.

3° **Les fonctions d'excrétion** éliminent du corps de l'animal les substances de

déchet qui se forment au cours de son fonctionnement. Elles intéressent aussi plusieurs appareils : appareils circulatoire, urinaire, respiratoire, tégumentaire, ainsi que le foie.

4° **Les fonctions de reproduction** ont pour rôle la perpétuation de l'espèce par la formation de gamètes.

L'UNITÉ ANATOMIQUE D'UN ORGANISME, SUPPORT DE SON UNITÉ PHYSIOLOGIQUE

Nous venons de voir que les différentes fonctions de l'organisme sont étroitement solidaires et que le fonctionnement d'un organe ou d'un appareil ne peut être envisagé isolément, l'organisme devant être considéré comme un tout homogène. Par exemple, les fonctions respiratoire et circulatoire ne peuvent être séparées car elles sont intimement associées, leur rôle commun étant d'assurer l'approvisionnement des organes en oxygène.

1. Le milieu intérieur, unité physico-chimique.

L'unité est donc opposée à la pluralité et cette règle des corrélations des organes a été énoncée pour la première fois par Claude Bernard (1813-1878) qui a mis en évidence l'importance et le rôle du **milieu intérieur.** Il désigna sous ce nom l'ensemble des milieux liquides du corps, c'est-à-dire le plasma sanguin et la lymphe.

Ce milieu intérieur renferme toutes les substances qui sont indispensables au fonctionnement des organes et à la vie, entre autres les hormones, produites par les glandes endocrines, qui stimulent et règlent le fonctionnement de certains organes. Ce milieu intérieur reçoit toutes les substances de déchet produites par les organes au cours de leur fonctionnement.

Claude Bernard a démontré que sa composition et ses propriétés physico-chimiques sont constantes (unité physico-chimique), ce qui implique que tous les organes baignés par ce milieu intérieur s'y trouvent dans des conditions identiques (unité physiologique). La plupart des organes participent à l'édification du milieu intérieur.

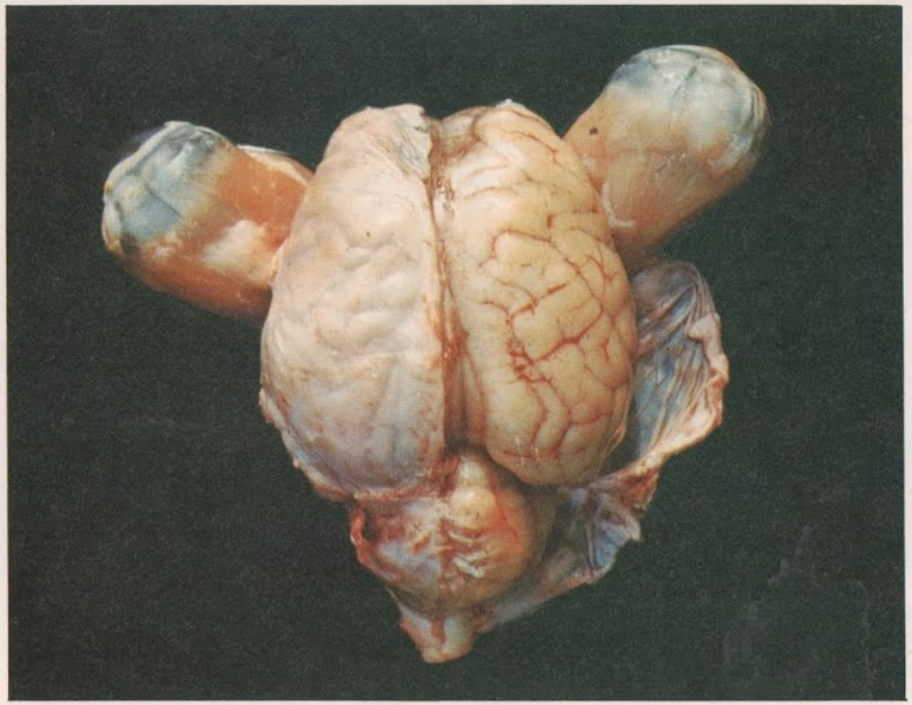
2. L'unité neuro-physiologique.

Si le milieu intérieur réalise un lien étroit entre les organes en assurant par l'intermédiaire des hormones la régulation de leur fonctionnement, le **système nerveux végétatif** intervient lui aussi en stimulant ou en inhibant leur fonctionnement suivant les besoins.

Cette double régulation augmente encore l'étroite solidarité des organes entre eux. Par exemple, chez un animal supérieur comme la Souris, le rythme cardiaque et la pression du sang dans les vaisseaux sanguins sont réglés par le système nerveux végétatif qui règle aussi l'activité glandulaire digestive (sécrétion des sucs digestifs).

Le cerveau (cortex cérébral) enregistre, par l'intermédiaire des organes des sens, les excitations venant du milieu extérieur avec élaboration de sensations qui peuvent amener des réactions dans le fonctionnement organique ; ainsi des émotions peuvent faire varier le rythme cardiaque ou provoquer le hérissement du poil ou l'émission d'urine.

En conclusion, nous voyons que le milieu intérieur et le système nerveux réalisent, dans le fonctionnement des organes, une double régulation, ce qui nous permet d'affirmer que les organes et appareils sont solidaires, que l'on ne peut envisager le fonctionnement isolé de l'un d'entre eux, que les précédents exemples, rapidement cités, de corrélation fonctionnelle nous permettent d'affirmer que l'unité anatomique et physiologique est de règle chez les animaux supérieurs.



Cl. Vallin

FIG. 1. - *L'encéphale de Mouton et ses méninges.*
A droite la dure-mère a été décollée, la pie-mère reste attachée à l'encéphale.

L'ORGANISATION DU SYSTÈME NERVEUX DES VERTÉBRÉS - L'ENCÉPHALE

L'embranchement des Vertébrés comprend cinq classes :

— ***Les Poissons ;*** *respiration aquatique à l'aide de branchies, corps protégé par des écailles osseuses dermiques, température variable, ovipares.*

— ***Les Batraciens ;*** *respiration aquatique chez la larve (branchies), aérienne chez l'adulte (poumons), peau nue, température variable, ovipares.*

— ***Les Reptiles ;*** *respiration aérienne, corps couvert d'écailles cornées épidermiques, température variable, ovipares.*

— ***Les Oiseaux ;*** *respiration aérienne, des plumes, température constante, ovipares.*

— ***Les Mammifères ;*** *respiration aérienne, des poils, température constante, des mamelles, viviparité chez la quasi-totalité des espèces.*

Dans ce chapitre nous allons comparer entre eux les encéphales des différentes classes. Auparavant étudions l'organisation de l'encéphale d'un gros Mammifère, le Mouton.

A - ÉTUDE PRATIQUE DE L'ENCÉPHALE DE MOUTON

Les méninges Si l'on retire avec soin de la boîte crânienne l'encéphale d'un Mouton, on constate (fig. 1, côté gauche) qu'il est enveloppé d'une membrane blanche, fibreuse et résistante, directement en contact avec la face interne des os du crâne. Cette membrane, qui a un rôle essentiellement protecteur, est la **dure-mère.** Si nous l'incisons, nous observons, au-dessous, un réseau formé de mailles dont les fils sont aussi fins que ceux d'une toile d'Araignée, ce qui a valu à cette autre membrane le nom d'**arachnoïde.** L'espace sous-arachnoïdien est rempli d'un liquide transparent comme de l'eau, légèrement salé et renfermant des traces d'albumine : c'est le **liquide céphalo-rachidien.** Ce liquide, en quelque sorte, permet à l'encéphale de flotter et joue le rôle d'une suspension hydraulique capable d'amortir des chocs. Le tissu nerveux, particulièrement lourd et fragile, ne supporte en effet aucune compression : il s'écrase même sous l'effet de son propre poids. Entre la dure-mère et l'arachnoïde se trouve un intervalle étroit appelé **espace sous-dural.**

Enfin, en surface même de l'encéphale, intimement liée à lui, on observe (fig. 1, côté droit) une membrane fine et délicate, parcourue par un riche réseau de capillaires sanguins et assurant, de ce fait, un rôle nourricier : c'est la **pie-mère.** Arachnoïde et pie-mère sont reliées par de fins filaments qui traversent le liquide céphalo-rachidien.

Ces trois tissus superposés (dure-mère, arachnoïde, pie-mère), désignés sous le nom de **méninges,** se poursuivent autour de la moelle épinière (fig. 1, p. 37).

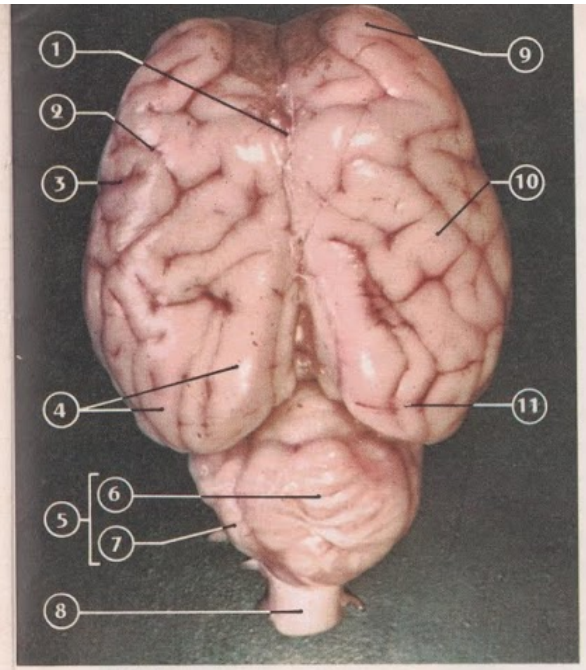
Moyennant quelques précautions, il est possible de dégager l'encéphale de ses méninges * sans le léser ; mais une fois dégagé, il s'écrase du fait de son propre poids ; il faut le manipuler délicatement ; aussi est-il préférable, avant toute étude, de le placer pendant quelques jours dans une solution d'eau formolée à 10 % qui le durcira.

Morphologie externe de l'encéphale **1° Face dorsale ou supérieure.**

Sur un encéphale frais (fig. 2), ou formolé, on reconnaîtra facilement, de l'avant vers l'arrière, les deux hémisphères cérébraux, le cervelet et le bulbe. En faisant basculer le cervelet vers l'arrière et en écartant légèrement les hémisphères cérébraux on verra, comme sur la figure 4, l'épiphyse et les tubercules quadrijumeaux.

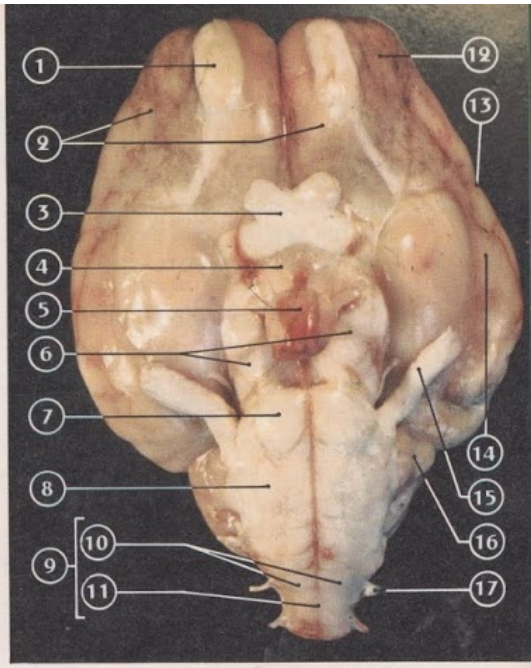
a) **Les hémisphères cérébraux.** Ils constituent le cerveau proprement dit. Ce sont deux grosses masses sensiblement symétriques séparées par une fente longue et profonde, le **sillon inter-hémisphérique.** Leur surface présente de nombreux sillons délimitant des **circonvolutions cérébrales.** Deux de ces sillons sont plus marqués que les autres : ce sont le **sillon de Rolando** et la **scissure de Sylvius.** Dans chaque hémisphère on distingue plusieurs territoires, ou lobes, à savoir : en avant du sillon de Rolando, le **lobe frontal,** et en arrière le **lobe pariétal;** sur le côté et en arrière de la scissure de Sylvius, le **lobe temporal ;** enfin, occupant l'extrémité postérieure de chaque hémisphère, le **lobe occipital.**

* Les méninges ayant été fendues suivant un axe médio-dorsal doivent être écartées, puis l'encéphale étant retourné avec soin, il faut fendre les méninges suivant un axe médio-ventral en écartant les deux moitiés au fur et à mesure. Il faut agir avec précaution au niveau de l'hypophyse pour ne pas arracher cette dernière, étant donné la finesse de son pédoncule.



Cl. Vallin

FIG. 2. - *Encéphale de Mouton, face dorsale.* 1. *Sillon interhémisphérique.* 2. *Sillon de Rolando.* 3. *Scissure de Sylvius.* 4. *Circonvolutions cérébrales.* 5. *Cervelet.* 6. *Vermis.* 7. *Hémisphère cérébelleux gauche.* 8. *Moelle épinière.* 9. *Lobe frontal.* 10. *Lobe pariétal.* 11. *Lobe occipital.*



Cl. Vallin

FIG. 3. - *Encéphale de Mouton, face ventrale.* 1. *Lobe olfactif.* 2. *Hémisphères cérébraux.* 3. *Chiasma optique.* 4. *Hypothalamus.* 5. *Hypophyse.* 6. *Pédoncules cérébraux.* 7. *Protubérance annulaire.* 8. *Bulbe.* 9. *Moelle épinière.* 10. *Cordons antérieurs.* 11. *Sillon antérieur.* 12. *Lobe frontal.* 13. *Scissure de Sylvius.* 14. *Lobe temporal.* 15. *Nerf crânien.* 16. *Hémisphère cérébelleux.* 17. *Nerf rachidien.*

b) **Le cervelet.** Situé en arrière des hémisphères cérébraux, en partie recouvert par eux, il apparaît comme une masse impaire où l'on peut distinguer un lobe médian, ou **vermis,** et deux lobes latéraux, ou **hémisphères cérébelleux.** Des sillons serrés et profonds délimitent de nombreuses **circonvolutions cérébelleuses,** dont la disposition au niveau du lobe médian fait penser à un ver annelé, d'où le nom de vermis donné à cette région.

c) **Le bulbe rachidien.** Pour bien l'observer il faut soulever légèrement le cervelet, car ce dernier le recouvre partiellement (fig. 2). Il a la forme d'un tronc de cône qui se poursuit, vers l'arrière, par la moelle épinière dont il apparaît comme une dilatation. En effet, à son niveau les deux cordons postérieurs de la moelle épinière s'écartent. Sur la figure 4, le repli méningé qui recouvre le bulbe étant enlevé, on voit nettement une dépression triangulaire qui correspond à une cavité appelée **quatrième ventricule.**

d) **Les tubercules quadrijumeaux** ou **lobes optiques.** Situés en avant du cervelet, en partie cachés par lui, ils se composent (fig. 4) de quatre mamelons, d'où leur nom. Les deux tubercules antérieurs sont arrondis ; les deux tubercules postérieurs sont plus petits, moins épais.

e) **L'épiphyse** (fig. 4). C'est un petit organe impair situé en avant des tubercules quadrijumeaux.

Il découle de l'ensemble des observations que nous venons de faire que l'on peut distinguer, sur la face dorsale de l'encéphale, cinq parties inégalement développées qui sont, de l'arrière vers l'avant : le bulbe, le cervelet, les tubercules quadrijumeaux (postérieurs et antérieurs), l'épiphyse et les hémisphères cérébraux.

2° Face ventrale ou inférieure.

En allant de l'arrière vers l'avant on observe sans peine (fig. 3) :

a) Le **bulbe rachidien,** parcouru en son milieu par un sillon, prolongement du sillon médian antérieur de la moelle épinière. La partie renflée située de part et d'autre de ce sillon correspond au prolongement des cordons antérieurs de la moelle épinière.

b) Un renflement transversal, la **protubérance annulaire** ou **pont de Varole.** Les deux hémisphères cérébelleux débordent de part et d'autre du bulbe et de la protubérance annulaire.

c) Deux gros cordons blancs, les **pédoncules cérébraux,** qui s'écartent vers l'avant un peu comme les branches d'un V.

d) Entre les branches de ce V, se trouve une zone renflée, correspondant à l'hypothalamus, à laquelle est suspendu, par un fin pédoncule, un organe impair relativement gros : l'**hypophyse.** En sortant l'encéphale de la boîte crânienne sans précautions, les bouchers arrachent régulièrement l'hypophyse, celle-ci restant emprisonnée dans les méninges qui adhèrent au plancher de la boîte crânienne.

Vers l'avant deux cordons blancs cylindriques forment à ce niveau un entrecroisement appelé **chiasma :** ce sont les **nerfs optiques.**

e) Les **hémisphères cérébraux,** qui entourent très largement les territoires précédents à l'exclusion de la protubérance annulaire et du bulbe. Dans la région antérieure, appliquées contre le lobe frontal, deux languettes en forme de spatule : ce sont les **lobes olfactifs,** d'où partent les nerfs olfactifs.

Il découle des observations qui viennent d'être faites, que l'on peut également distinguer cinq parties sur la face ventrale de l'encéphale, à savoir, de l'arrière vers l'avant : le bulbe, la protubérance annulaire, les pédoncules cérébraux, l'hypophyse, les hémisphères cérébraux.

Morphologie interne de l'encéphale

L'étude de l'organisation interne de l'encéphale se fait sur un encéphale formolé ; on pratique des coupes longitudinales et transversales à l'aide d'un scalpel bien affûté.

1° Coupe longitudinale (coupe sagittale). Cette coupe sera réalisée en deux temps :

a) **Premier temps.** Écarter les deux hémisphères cérébraux. On aperçoit alors en profondeur une lame blanche, formant un pont reliant les deux hémisphères : le **corps calleux.** Inciser alors le corps calleux longitudinalement (fig. 4). Entre les deux hémisphères cérébraux, et dans le fond de l'incision, on observe un second pont de substance blanche, le **trigone,** que l'on incisera à son tour. Tendue entre le corps calleux et le trigone, une membrane très fine, la **cloison transparente,** sépare deux vastes cavités, situées

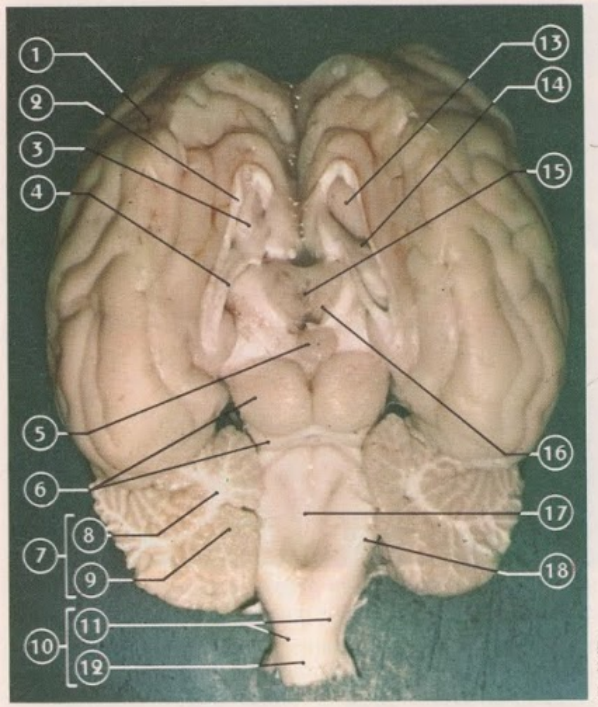


FIG. 4. - *Encéphale de Mouton, face dorsale, après séparation des hémisphères cérébraux et section du cervelet.* 1. *Hémisphère cérébral gauche.* 2. *Corps calleux.* 3. *Cloison transparente.* 4. *Trigone.* 5. *Épiphyse.* 6. *Tubercules quadrijumeaux.* 7. *Cervelet.* 8. *Substance blanche (arbre de vie).* 9. *Substance grise.* 10. *Moelle épinière.* 11. *Cordons postérieurs.* 12. *Sillon postérieur.* 13. *Corps strié droit.* 14. *Ventricule latéral droit.* 15. *Troisième ventricule.* 16. *Couches optiques.* 17. *Quatrième ventricule.* 18. *Pédoncule cérébelleux postérieur droit.*

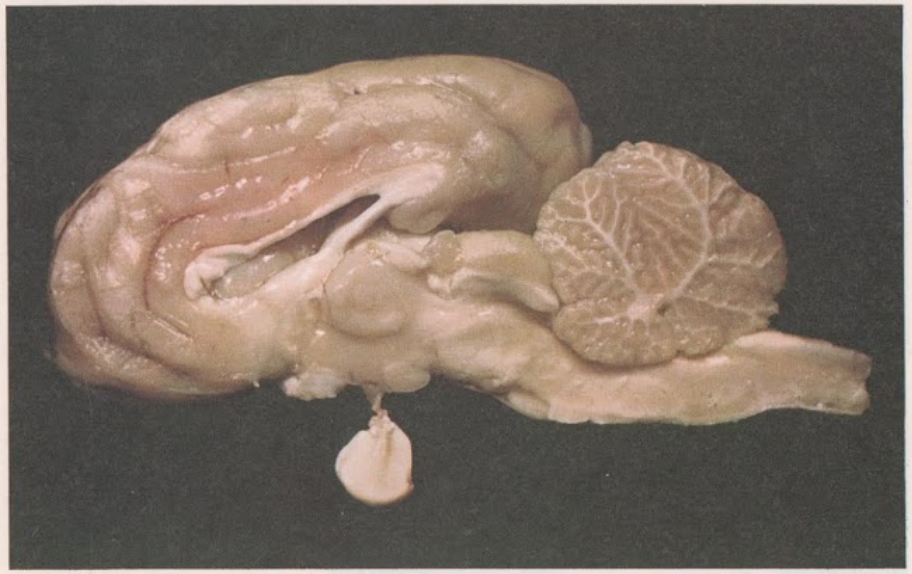
chacune dans un hémisphère cérébral, les deux **ventricules latéraux** droit et gauche. Ces cavités contiennent du liquide céphalo-rachidien. Sur le plancher de chaque ventricule, on observe un renflement, le **corps strié,** de couleur rosée sur un encéphale frais, grisâtre sur un encéphale formolé.

Une légère incision de la région située sous le trigone en avant de l'épiphyse fait apparaître, sous une mince couche de substance blanche, une cavité : le **troisième ventricule.** Deux masses arrondies, rosées sur un encéphale frais, grisâtres sur un encéphale formolé, sont alors visibles : ce sont les **couches optiques,** ou **thalamus.**

On coupe ensuite le cervelet en deux, en incisant le vermis longitudinalement.

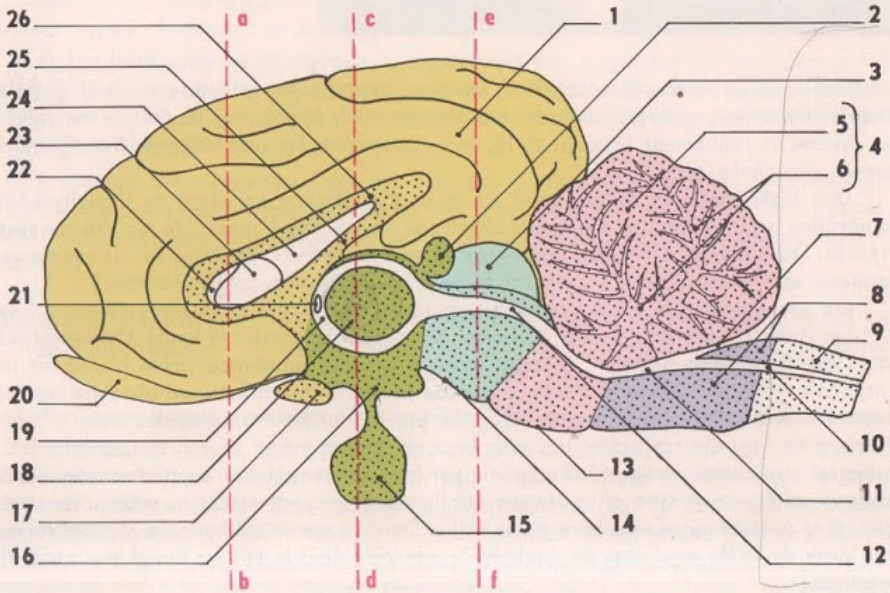
Les deux moitiés du cervelet s'écartent, dégageant largement le bulbe. On remarque alors que le cervelet est formé de deux substances : une **substance grise** (rosée sur un encéphale frais) périphérique, l'**écorce cérébelleuse,** et une **substance blanche** interne dessinant une sorte d'arborisation désignée par les anciens anatomistes sous le nom d'**arbre de vie.** On remarque, par ailleurs, que chaque moitié du cervelet est unie latéralement aux autres parties de l'encéphale par trois cordons blancs, les **pédoncules cérébelleux** antérieur, moyen et postérieur qui l'unissent respectivement au pédoncule cérébral, à la protubérance annulaire et au bulbe. Dans sa partie médiane, le cervelet forme une sorte de voûte au-dessus du quatrième ventricule dont le toit est formé par un repli méningé.

A



Cl. Vallin

B



b) **Deuxième temps.** Inciser complètement le reste de l'encéphale de façon à le séparer en deux moitiés symétriques (fig. 5 A).

Outre les observations précédentes qui peuvent être refaites, cette coupe permet de préciser l'aspect et les rapports des cavités de l'encéphale. C'est ainsi que le troisième ventricule nous apparaît comme une cavité annulaire, son centre étant occupé par un pont de substance grise, la **commissure grise,** unissant les couches optiques. Vers l'avant, cette cavité communique avec les ventricules latéraux des hémisphères cérébraux par deux orifices étroits. Vers l'arrière le troisième ventricule communique avec le quatrième ventricule par un fin conduit, l'**aqueduc de Sylvius.** Quant au quatrième ventricule, il se poursuit par le **canal de l'épendyme** creusé dans la moelle épinière.

Du liquide céphalo-rachidien remplit ces cavités qui sont du reste en communication avec les cavités de l'arachnoïde par un orifice, le **trou de Magendie,** percé dans le toit du quatrième ventricule.

Cette coupe nous montre par ailleurs qu'il est possible d'établir une correspondance entre les cinq régions observées sur les faces ventrale et dorsale de l'encéphale, ce qui permet de diviser l'encéphale en cinq parties (fig. 5 B) :

— le **cerveau antérieur,** comprenant les deux hémisphères cérébraux ;

— le **cerveau intermédiaire,** creusé du troisième ventricule. Les couches optiques forment ses parois latérales ; à son plafond est attachée l'épiphyse, à son plancher, ou hypothalamus, est suspendue l'hypophyse ;

— le **cerveau moyen,** creusé de l'aqueduc de Sylvius et comprenant, dorsalement, les tubercules quadrijumeaux, ventralement, les pédoncules cérébraux ;

— le **cerveau postérieur,** comprenant, dorsalement, le cervelet, ventralement, la protubérance annulaire. A son niveau débute le quatrième ventricule ;

— l'**arrière-cerveau,** formé du bulbe creusé du quatrième ventricule.

Cette division ne correspond pas à une simple vue de l'esprit. En effet, au cours du développement embryonnaire, l'extrémité antérieure, le tube nerveux primitif, appelé tube neural, se renfle très tôt en une vésicule (fig. 6), qui constitue l'ébauche embryonnaire de l'encéphale. Cette vésicule ne tarde pas à se diviser en trois vésicules (les vésicules antérieure, moyenne et postérieure), puis la première et la troisième vésicules se divisent à leur tour en deux ; l'encéphale primitif est alors formé de cinq vésicules qui se développeront inégalement pour donner les cinq parties de l'encéphale que nous venons de distinguer.

2° Coupes transversales. Trois coupes transversales passant respectivement au niveau des corps striés, au niveau des couches optiques (un peu en avant de l'épiphyse)

◀ FIG. 5. - *Coupe longitudinale de l'encéphale de Mouton (x 1 env.) et dessin d'interprétation. Sur ce dessin les différentes parties de l'encéphale sont délimitées avec des couleurs différentes ; ce qui a été sectionné est représenté en pointillé.* 1. *Hémisphère cérébral droit.* 2. *Épiphyse.* 3. *Tubercule quadrijumeau antérieur droit.* 4. *Cervelet.* 5. *Substance grise.* 6. *Substance blanche (arbre de vie).* 7. *Trou de Magendie.* 8. *Bulbe.* 9. *Moelle épinière.* 10. *Canal de l'épendyme.* 11. *Quatrième ventricule.* 12. *Aqueduc de Sylvius.* 13. *Protubérance annulaire.* 14. *Pédoncule cérébral droit.* 15. *Hypophyse.* 16. *Hypothalamus.* 17. *Chiasma des nerfs optiques.* 18. *Commissure grise (couches optiques).* 19. *Troisième ventricule.* 20. *Lobe olfactif droit.* 21. *Trou de Monro qui fait communiquer un ventricule latéral avec le 3e ventricule.* 22. *Lambeau de cloison transparente.* 23. *Corps strié droit.* 24. *Ventricule latéral droit.* 25. *Trigone.* 26. *Corps calleux.*
ab, cd, ef : *emplacement des coupes correspondant à la figure* 7.

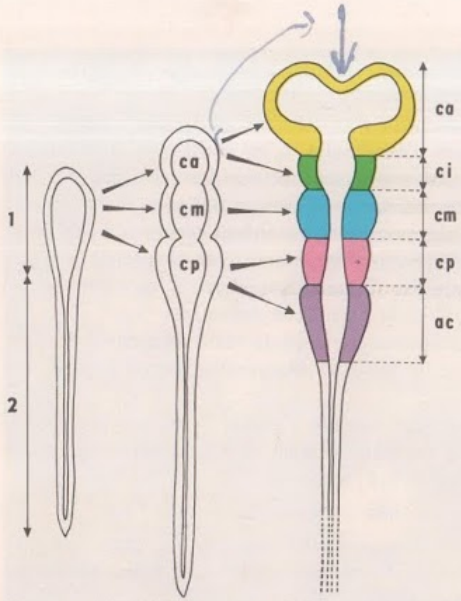


FIG. 6. - *Premières étapes du développement de l'encéphale.* 1. *Ébauche de l'encéphale.* 2. *Ébauche de la moelle épinière.* ca. *Cerveau antérieur.* ci. *Cerveau intermédiaire.* cm. *Cerveau moyen.* cp. *Cerveau postérieur.* ac. *Arrière-cerveau.*

et au niveau des tubercules quadrijumeaux antérieurs vont nous permettre de préciser l'organisation interne de l'encéphale.

a) **Coupe au niveau des corps striés** (fig. 7 A).

Sur une telle coupe on voit nettement que, comme le cervelet, le cerveau est formé de deux sortes de substances :

— une **substance grise** externe (de couleur rosée sur un encéphale frais) qui forme l'écorce cérébrale ou **cortex ;** elle suit toutes les circonvolutions cérébrales ;

— une **substance blanche** interne ; c'est par elle (corps calleux et trigone) que communiquent les deux hémisphères.

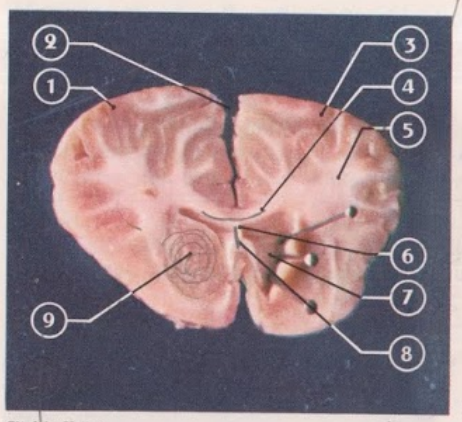
Sur cette coupe, noyé dans la substance blanche, on voit un gros amas de substance grise ; il correspond aux corps striés qui, avec les couches optiques, constituent les noyaux gris centraux. On voit également les ventricules latéraux et la cloison transparente.

b) **Coupe au niveau des couches optiques** (fig. 7 B et 7 C, partie gauche). On observe toujours le cortex cérébral sinueux, la substance blanche, le corps calleux et le trigone, les ventricules latéraux et la cloison transparente, mais ici les noyaux gris centraux sont constitués par les couches optiques unies par la commissure grise. La section du troisième ventricule est bien visible et l'on remarque de plus que c'est par de la substance blanche que les hémisphères cérébraux sont unis au cerveau intermédiaire.

c) **Coupe passant par les tubercules quadrijumeaux** (moitié droite de la figure 7 C, la moitié gauche correspondant à une partie de la coupe précédente). Sur cette coupe on voit le cortex, la substance blanche et le ventricule de l'hémisphère droit, et l'on remarque qu'à ce niveau les hémisphères enveloppent dorsalement et latéralement le cerveau moyen. La section de l'aqueduc de Sylvius est bien visible et l'on peut noter que les pédoncules cérébraux sont formés de substance blanche.

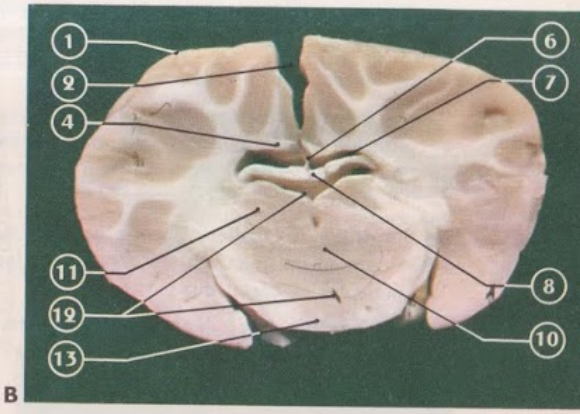
Il découle de l'ensemble des observations que nous venons de faire sur la coupe longitudinale et sur les coupes transversales, que l'encéphale est formé de deux sortes de substances : la substance blanche et la substance grise. D'autre part il apparaît qu'il existe une continuité entre les différentes parties de l'encéphale aussi bien dans le sens latéral que dans le sens longitudinal. Or cette continuité est assurée par la substance blanche, ce qui laisse prévoir que cette substance et la substance grise ont des fonctions différentes. Enfin on ne peut qu'être frappé par la complexité structurale de l'encéphale et par le fait que la surface du cortex est considérablement accrue en raison de l'existence des circonvolutions cérébrales.

corps calleux



Clichés Vallin

A



B

2 noyaux gris

C

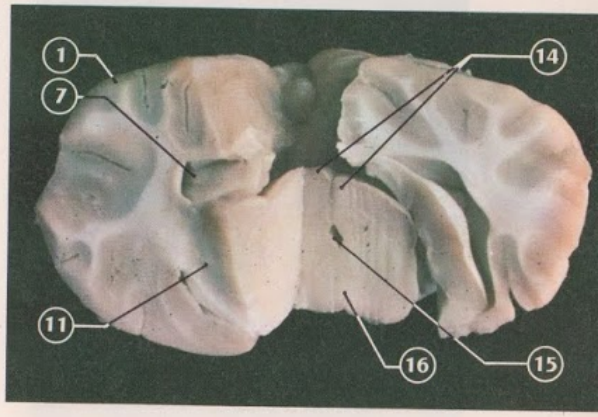


FIG. 7. - *Coupes transversales de l'encéphale de Mouton passant successivement* (fig. 5) *par* ab, cd, ef. *(x 2/3 env.).* 1. *Hémisphère cérébral droit.* 2. *Sillon interhémisphérique.* 3. *Cortex cérébral (substance grise).* 4. *Corps calleux.* 5. *Substance blanche.* 6. *Cloison transparente.* 7. *Ventricule latéral.* 8. *Trigone.* 9. *Corps strié droit.* 10. *Commissure grise.* 11. *Couche optique droite.* 12. *Troisième ventricule.* 13. *Hypothalamus.* 14. *Tubercules quadrijumeaux antérieurs.* 15. *Aqueduc de Sylvius.* 16. *Pédoncule cérébral gauche.*

B - DESCRIPTION ET COMPARAISON D'ENCÉPHALES DES PRINCIPAUX TYPES DE VERTÉBRÉS

Chez tous les Vertébrés, le névraxe se présente tout d'abord comme un tube d'origine ectodermique et l'encéphale sous la forme d'un renflement de la partie antérieure de ce tube, la vésicule céphalique, qui se divise pour donner cinq vésicules, primitivement alignées. Ces cinq vésicules évoluent ensuite pour donner les cinq « cerveaux » observés chez le Mouton mais, comme nous allons le voir, elles acquièrent un développement très différent suivant la classe de Vertébrés considérée.

L'encéphale des Poissons Ouvrons avec soin la boîte crânienne d'un Gardon en opérant comme pour la Souris (p. 16). L'encéphale, de petite taille (fig. 8 et fig. 13 A), ne remplit pas toute la boîte crânienne. Ses cinq parties,

disposées sur un même plan, à la suite les unes des autres, sont bien visibles. Cet encéphale est caractérisé par :

— ses **lobes olfactifs** développés ;

— des **hémisphères cérébraux** petits, incomplètement séparés, où l'on observe un plancher très épais, constitué par les **corps striés,** que recouvre une membrane formant une voûte. Celle-ci étant de nature purement épithéliale, c'est-à-dire non nerveuse, il n'y a **pas de cortex.**

— des **lobes optiques,** encore appelés **tubercules bijumeaux,** car ils sont formés seulement de deux masses arrondies ; leur taille l'emporte de beaucoup sur celle des hémisphères cérébraux;

— un **cervelet** assez développé mais lisse.

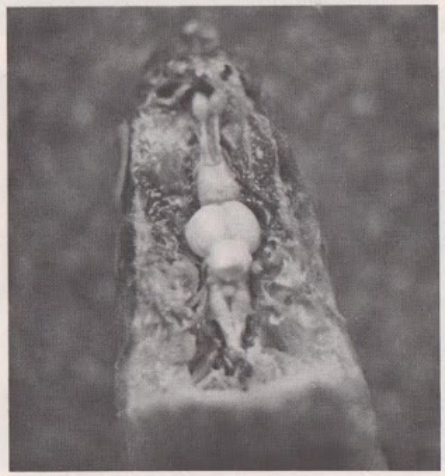


FIG. 8. - *Encéphale de Gardon.*

FIG. 9. - *Encéphale de Grenouille.*

L'encéphale des Batraciens Comme précédemment, ouvrons la boîte crânienne d'une Grenouille. Nous constatons que l'encéphale occupe toute la cavité et que ses cinq parties (fig. 9 et fig. 13 B) sont disposées dans un même plan à la suite les unes des autres et toutes bien visibles. Nous voyons, de plus, que :

— les **lobes olfactifs** sont assez développés et plus ou moins fusionnés ;

— les **hémisphères cérébraux,** complètement séparés, sont plus volumineux que les autres parties de l'encéphale ;

— les **lobes optiques** ou **tubercules bijumeaux** sont relativement gros ;

— le **cervelet** est réduit à une mince lame verticale.

L'encéphale des Reptiles Procédant toujours de la même manière, mettons à nu l'encéphale d'une Vipère ou d'une Couleuvre *. Dans l'ensemble il diffère assez peu de l'encéphale de la Grenouille; cependant (fig. 10 et fig. 13 C) nous pouvons remarquer que :

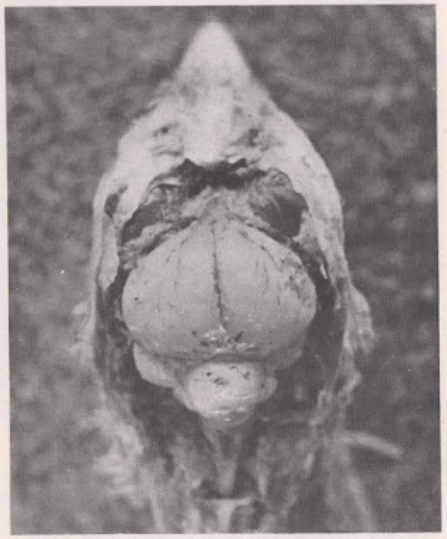
— les cinq parties de l'encéphale ne sont pas toutes dans un même plan ; une légère courbure, appelée **flexion crânienne,** existe au niveau du bulbe ;

— les **hémisphères cérébraux** sont nettement séparés et plus volumineux que les autres parties de l'encéphale, notamment les tubercules bijumeaux. Sur une coupe transversale on constate la présence de substance blanche interne et de substance grise externe. Un pont de substance blanche, le trigone, existe entre les deux hémisphères.

Clichés Vallin

FIG. 10. - *Encéphale de Vipère.*

FIG. 11. - *Encéphale de Poussin.* ▶



Signalons que, chez quelques Reptiles comme le Lézard ocellé, qu'on rencontre dans le sud de la France, et l'Hattéria de la Nouvelle-Zélande, l'épiphyse présente un prolongement nerveux terminé par un petit organe, ayant la structure d'un œil minuscule, appelé **œil pinéal.**

L'encéphale des Oiseaux Mettons à nu l'encéphale d'un Poussin, et sortons-le avec soin de la boîte crânienne. Nous constatons (fig. 11 et fig. 13 D) que :

— au niveau du bulbe, il y a une flexion assez marquée; cela est en rapport avec la station bipède de l'animal;

* Comme pour la Souris, l'opération sera rendue plus facile si les os ont été ramollis par un séjour de la tête dans une solution diluée d'un acide.

— les **lobes olfactifs** sont relativement peu développés ;
— les **hémisphères cérébraux,** très volumineux, sont développés latéralement et en arrière au point de recouvrir l'épiphyse et en partie les tubercules bijumeaux ;
— les **tubercules bijumeaux** sont rejetés sur les côtés ;
— le **cervelet,** très développé, comprend une partie médiane plissée flanquée de deux petits lobes lisses. Sur une coupe longitudinale, on observe une disposition de la substance blanche et de la substance grise qui fait penser à un arbre de vie simplifié.

L'encéphale des Mammifères Nous avons déjà eu l'occasion d'examiner l'encéphale de deux Mammifères, la Souris (fig. 10, p. 16) et le Mouton. De cette étude il découle que, chez les Mammifères :

— les **lobes olfactifs** sont assez développés ;
— les **hémisphères cérébraux** ont un développement très important, au point qu'ils recouvrent entièrement l'épiphyse, les lobes optiques, et en partie le cervelet. D'autre part, ils peuvent avoir une surface lisse, comme chez la Souris **(lissencéphale),** ou plissée, comme chez le Mouton **(gyrencéphale).** Or chez les lissencéphales le cortex a de ce fait une moins grande surface que chez les gyrencéphales. Précisons encore que les hémisphères cérébraux sont unis par deux ponts de substance blanche (trigone et corps calleux) ;
— les **lobes optiques,** ou **tubercules quadrijumeaux,** sont relativement peu développés ;
— le **cervelet,** volumineux, est formé de trois lobes (un médian, le vermis, et deux latéraux, les hémisphères cérébelleux), tous découpés par des sillons étroits et profonds, d'où l'importance de la surface du cortex cérébelleux.

Dans l'ensemble, les caractères observés chez le Mouton se retrouvent chez l'Homme, cependant l'observation d'un encéphale humain (fig. 12) nous montre que :

— au niveau du bulbe, il y a une importante flexion, l'axe du bulbe étant vertical ; cela est en rapport avec la station verticale ;
— les lobes olfactifs sont très réduits ;
— les hémisphères cérébraux ont un développement tel qu'on ne voit plus qu'eux, lorsque l'on regarde la face supérieure de l'encéphale. Signalons que l'encéphale a un poids moyen de 1 350 à 1 400 grammes et que les hémisphères interviennent à eux seuls pour 1 200 grammes en moyenne. D'autre part, les circonvolutions sont très nombreuses et de ce fait le cortex atteint une très grande surface.

Comparaison de l'encéphale des Vertébrés Si nous considérons maintenant l'ensemble des encéphales étudiés (fig. 13) nous constatons que :

— ils sont tous constitués de **cinq parties** bien reconnaissables, qui, en partant des Poissons, conservent l'alignement primitif jusqu'aux Reptiles. A partir de ceux-ci **une flexion apparaît qui va s'accentuant** pour atteindre sa plus grande valeur chez l'Homme ;
— les **lobes olfactifs diminuent d'importance** au fur et à mesure que l'on s'élève dans la série ;
— les **hémisphères cérébraux s'accroissent** régulièrement en volume, des Poissons

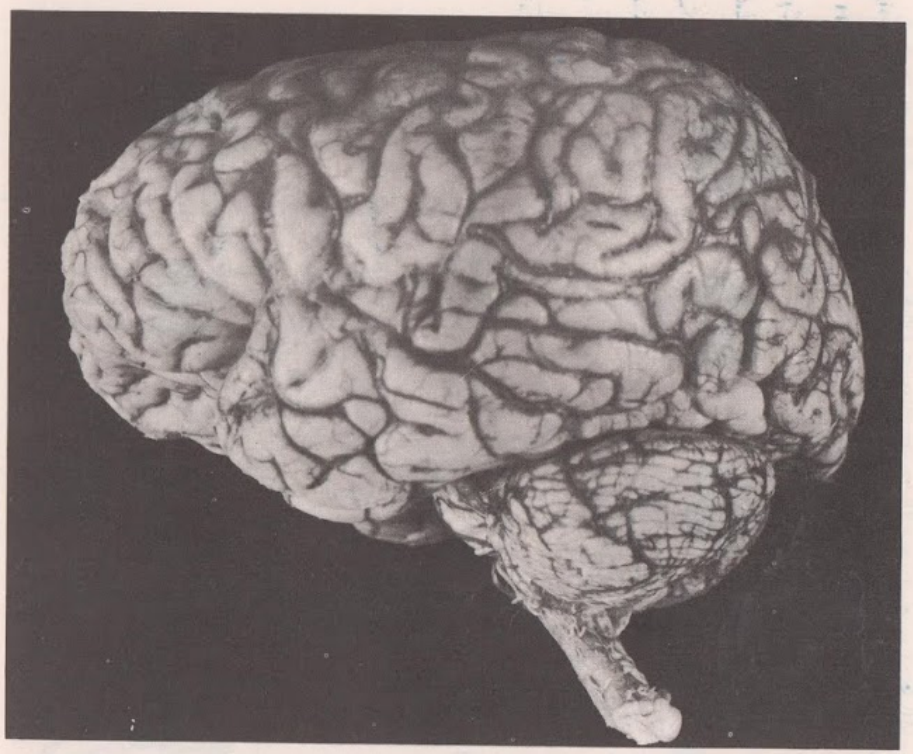
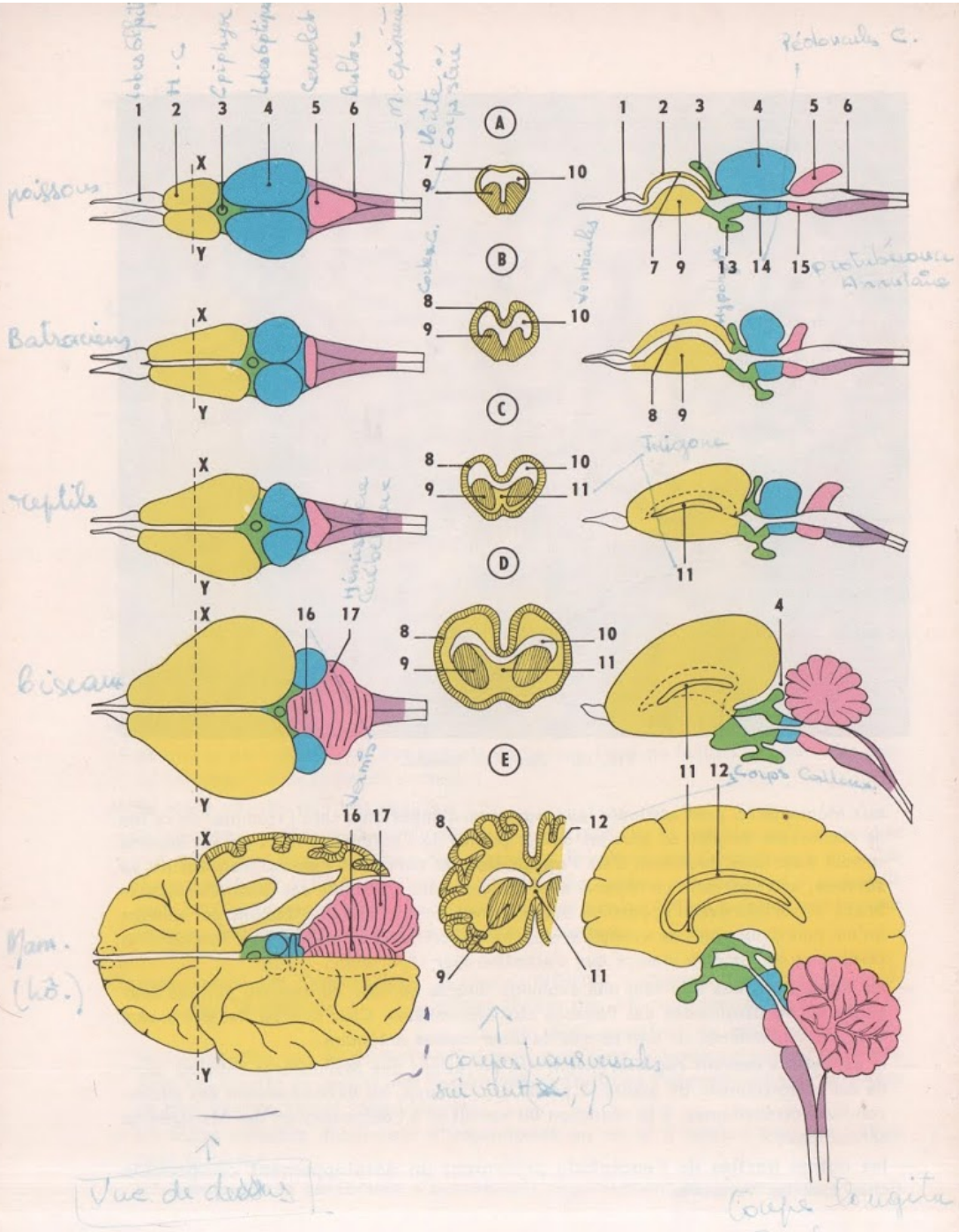


FIG. 12. - *Encéphale humain.* *Cl. X*

aux Mammifères, pour atteindre leur maximum d'importance chez l'Homme ; de ce fait ils recouvrent de plus en plus les autres parties de l'encéphale. Mais ce qui importe surtout dans cette évolution, c'est **l'apparition du cortex** et **l'accroissement de sa surface,** accroissement en rapport avec l'augmentation de taille des hémisphères cérébraux et surtout avec l'apparition des circonvolutions cérébrales. Notons par ailleurs qu'un, puis deux ponts de substance blanche apparaissent entre les deux hémisphères cérébraux au fur et à mesure que s'accentue leur séparation ;
— les **lobes optiques** subissent une évolution inverse de celle du cerveau puisque **leur taille va en diminuant** des Poissons aux Mammifères. Chez tous les Vertébrés sauf chez les Mammifères, ils sont formés de deux masses arrondies ;
— le **cervelet s'accroît régulièrement** des Batraciens aux Mammifères mais au cours de cet accroissement, on assiste, à partir des Oiseaux, au développement des circonvolutions cérébelleuses, à la réduction du vermis et à l'accroissement des hémisphères cérébelleux ;
— **les autres parties de l'encéphale présentent un développement comparable** chez tous les Vertébrés.



Il découle de ce qui précède que l'encéphale des Vertébrés présente un **plan d'organisation commun à tout l'embranchement,** mais avec des **variations selon les classes ;** ces variations montrent, des Poissons aux Mammifères et à l'Homme, une évolution dans le sens du développement des hémisphères cérébraux et du cervelet par rapport aux autres parties. Mais, à quoi correspond cette évolution ?

C - LE PROBLÈME DE L'ENCÉPHALISATION

L'animal reçoit constamment des excitations du milieu extérieur, excitations de natures différentes (lumineuses, sonores, olfactives, etc.) qui sont captées par des organes des sens situés à la périphérie du corps.

Chez les animaux inférieurs (Hydraires, Échinodermes...) les organes des sens sont plus ou moins répartis sur toute la surface du corps et ces animaux sont dépourvus de tête. Mais au cours de l'évolution, c'est finalement la partie antérieure du corps (en avant dans le sens de la locomotion) qui s'est le plus enrichie en organes des sens et qui tend à se céphaliser (d'un mot grec signifiant tête) de plus en plus. La tête s'individualise, devient la partie la plus riche en organes sensoriels, en même temps que s'ouvre la bouche permettant la préhension des aliments. Cette individualisation de la tête, ou **céphalisation,** va s'accompagner d'une **encéphalisation,** c'est-à-dire de la localisation dans la tête des centres nerveux les plus importants recevant les messages provenant des organes sensoriels et élaborant les réactions. Cette encéphalisation est déjà ébauchée chez certains Invertébrés comme les Céphalopodes (Seiche, Poulpe), animaux dépourvus d'encéphale, mais chez lesquels les ganglions nerveux les plus importants se réunissent dans la tête, pour former une masse ganglionnaire unique enfermée dans une capsule cartilagineuse jouant le rôle d'un crâne protecteur. L'encéphalisation, avec formation d'un encéphale véritable, débute chez les Poissons, se poursuit en s'accentuant jusqu'aux Mammifères et atteint son maximum chez l'Homme ; tous les centres nerveux supérieurs, sensitifs, moteurs, psychiques, sont alors localisés dans la tête.

Cette encéphalisation est donc particulièrement marquée chez l'Homme où les hémisphères cérébraux atteignent un développement et une complexité qui vont de pair avec le développement des facultés psychiques et de l'intelligence. On pourrait donc supposer qu'un animal est d'autant plus intelligent que son cerveau est plus lourd et plus volumineux. Mais un animal de grande taille a toujours un cerveau plus lourd qu'un animal de taille plus réduite sans qu'il soit pour cela plus intelligent ; exemple : chez la Baleine l'encéphale pèse 6 kilogrammes, chez l'Homme il ne pèse que 1 400 grammes.

On est conduit alors à envisager seulement le poids relatif de l'encéphale, c'est-à-dire le rapport entre son poids et le poids du corps ; on n'arrive cependant pas à une notion satisfaisante car, par exemple, ce rapport est semblable pour l'Homme et pour la Souris. En effet, pendant la croissance le poids du corps grandit plus vite que le poids de l'encéphale.

◀ Fig. 13. - *Organisation schématique comparée des encéphales de Vertébrés. A gauche, vus de dessus, au milieu, vus en coupe transversale suivant* xy *(en hachurés, la substance grise) et à droite, en coupe longitudinale.* A. *Poissons.* B. *Batraciens.* C. *Reptiles.* D. *Oiseaux.* E. *Mammifères (Homme).* 1. *Lobes olfactifs.* 2. *Hémisphères cérébraux.* 3. *Épiphyse.* 4. *Lobes optiques.* 5. *Cervelet.* 6. *Bulbe.* 7. *Voûte.* 8. *Cortex cérébral.* 9. *Corps striés.* 10. *Ventricules.* 11. *Trigone.* 12. *Corps calleux.* 13. *Hypophyse.* 14. *Pédoncules cérébraux.* 15. *Protubérance annulaire.* 16. *Vermis.* 17. *Hémisphères cérébelleux.*

On préfère, actuellement, utiliser pour établir une comparaison valable le coefficient d'encéphalisation établi par Dubois et Lapicque :

$$K = \frac{E}{P^{0.56}}$$

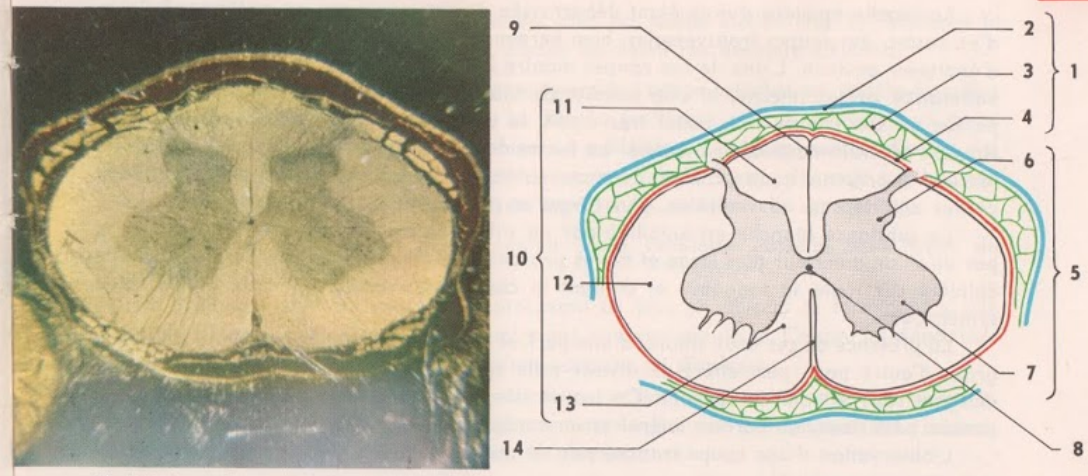
K = coefficient d'encéphalisation
E = poids de l'encéphale
P = poids du corps

Exemples de coefficients d'encéphalisation :

Homme : 2,73
Gibbon : 0,7 à 0,8
Chien et Chat : 0,37
Lapin : 0,18
Souris : 0,06 à 0,09

Ce coefficient d'encéphalisation ne varie pas de façon continue d'un animal à l'autre, mais sa variation s'accomplit suivant des valeurs importantes. Par exemple il double du Lapin au Chien, il double aussi des Singes inférieurs aux Singes supérieurs ; il est multiplié par 4 des Singes supérieurs à l'Homme et on pense qu'il serait en rapport avec le nombre de cellules nerveuses du cerveau (10 milliards pour l'Homme). En fait ce coefficient d'encéphalisation, qui permet d'établir une échelle de l'intelligence chez les animaux, est la conséquence du nombre des cellules nerveuses du cortex cérébral ; il est certain que les Mammifères à cerveau lisse, donc à surface du cortex plus réduite, ont un indice d'encéphalisation bien inférieur à celui des Mammifères à cerveau plissé dont le cortex acquiert ainsi une surface beaucoup plus vaste et un nombre de cellules beaucoup plus grand. Mais le nombre de cellules ne fait pas tout pour déterminer l'intelligence de l'individu ; ce qui intervient aussi, c'est la qualité des cellules nerveuses et l'éducation qu'entraîne leur fonctionnement prolongé. C'est l'explication que l'on donne aux différences individuelles dans les manifestations de l'intelligence, alors que le nombre global de cellules nerveuses du cerveau est le même, ce qui a fait dire à Louis Lapicque, physiologiste français (1866-1952) :

« Le progrès de l'humanité se fait par la façon de se servir d'un cerveau surabondant en quantité de neurones. »



Cl. Vallin

FIG. 1. - *Structure de la moelle épinière. A gauche coupe grossie 6 fois environ. A droite, croquis d'interprétation. 1. Méninges. 2. Dure-mère. 3. Arachnoïde. 4. Pie-mère. 5. Substance grise. 6. Corne postérieure. 7. Corne antérieure. 8. Canal de l'épendyme. 9. Sillon postérieur. 10. Substance blanche. 11. Cordon postérieur. 12. Cordon latéral. 13. Cordon antérieur. 14. Sillon antérieur.*

LE TISSU NERVEUX ET SES PROPRIÉTÉS

Dans le premier chapitre vous avez étudié l'organisation d'un animal vertébré : la Souris. A cette occasion, le système nerveux a été rapidement décrit (voir p. 16). Rappelons qu'il est formé par un ***axe cérébro-spinal dorsal*** *comprenant :*

— ***l'encéphale,*** *logé dans la boîte crânienne ;*
— ***la moelle épinière,*** *logée dans le canal rachidien à l'intérieur de la colonne vertébrale.*

Encéphale et moelle épinière constituent les ***centres nerveux.*** *De l'encéphale partent des* ***nerfs crâniens,*** *et de la moelle épinière des* ***nerfs rachidiens.*** *Ces nerfs se ramifient dans toutes les parties de l'organisme. La dissection de l'encéphale du Mouton nous a montré l'existence de deux substances : la substance grise et la substance blanche. Nous décrirons d'abord les aspects macroscopique et microscopique du tissu nerveux, puis nous étudierons ses principales propriétés physiologiques.*

I. STRUCTURE DU TISSU NERVEUX

A - STRUCTURE DES CENTRES NERVEUX

Étude macroscopique de la moelle épinière On fait macérer pendant quelques jours une moelle épinière de Bœuf dans une solution d'eau formolée à 10 % afin de la durcir, car la moelle épinière, comme tous les centres nerveux, a une consistance molle et est très fragile : on ne pourrait la manipuler sans l'écraser.

La moelle épinière durcie étant débarrassée de ses méninges, on pratique, à l'aide d'un rasoir, des coupes transversales, bien perpendiculaires à l'axe, d'un demi-centimètre d'épaisseur environ. L'une de ces coupes montre nettement (fig. 1) deux substances : une **substance grise,** interne, et une **substance blanche,** externe. La substance grise est percée en son centre d'un canal très étroit, le **canal de l'épendyme,** renfermant du **liquide céphalo-rachidien interne.** La forme de la substance grise rappelle celle de la lettre H et présente quatre cornes, deux cornes postérieures, ou dorsales, effilées, et deux cornes antérieures, ou ventrales, plus larges et plus ou moins festonnées.

La substance blanche est entaillée par un sillon postérieur très étroit et profond, et par un sillon antérieur plus large et moins profond. Ces deux sillons parcourent la moelle épinière sur toute sa longueur et divisent la coupe transversale en deux moitiés bien symétriques.

La présence de ces deux sillons, d'une part, et la disposition des cornes de la substance grise, d'autre part, permettent de diviser cette substance blanche en différents secteurs désignés sous le nom de cordons. On trouve donc, dans chaque moitié de la coupe, un cordon postérieur, un cordon latéral et un cordon antérieur.

L'observation d'une coupe transversale de moelle épinière humaine nous montrerait une structure semblable.

Comme l'encéphale (voir p. 22) la moelle épinière est protégée sur toute sa longueur par les trois méninges :

— dure-mère,
— arachnoïde,
— pie-mère, qui forment un étui protecteur.

Le liquide céphalo-rachidien joue le même rôle qu'à l'intérieur de la boîte crânienne. Lors d'une ponction lombaire, c'est le liquide céphalo-rachidien externe qui est prélevé à l'aide d'une aiguille creuse et d'une seringue ; l'aiguille est enfoncée entre la troisième et la quatrième vertèbre lombaire, c'est-à-dire juste au-dessous de la moelle épinière.

Étude microscopique de la substance grise

Sur une moelle fraîche, prélevons, avec la pointe du scalpel, un petit fragment de substance grise au niveau d'une corne antérieure ; étalons, en une seule fois, ce fragment sur une lame porte-objet et laissons sécher. On a réalisé un frottis sec. Recouvrons-le d'une solution de bleu de méthylène ; laissons agir ce colorant pendant quelques minutes, puis rinçons à l'eau distillée. Quand la préparation est sèche, observons-la au microscope à un grossissement de l'ordre de 100. Sur la préparation, on observe un feutrage formé de nombreuses fibres et quelques

X 400 *Cl. Vallin*

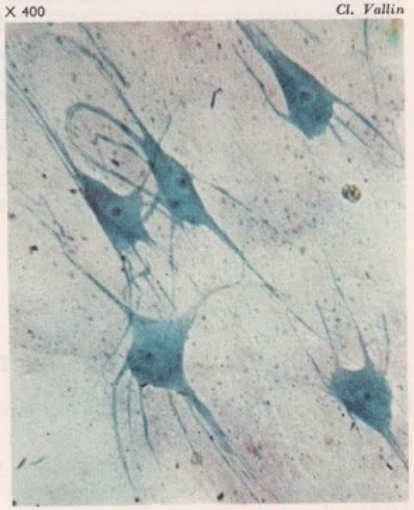


FIG. 2. - *Neurones multipolaires de la moelle épinière.*

éléments bien colorés présentant une forme plus ou moins étoilée (fig. 2). Utilisons le fort grossissement du microscope pour étudier en détail ces derniers éléments.

Sur la figure 2, on voit cinq de ces éléments,appelés **corps cellulaires,** dont le diamètre est de quelques dizaines de microns. Le **noyau** (sphérule claire) renferme un **gros nucléole** coloré très fortement par le bleu de méthylène. Le **cytoplasme** présente des ramifications qui donnent un aspect étoilé au corps cellulaire, appelé pour cette raison **corps cellulaire multipolaire** des cornes antérieures de la moelle épinière.

Un examen plus attentif montre qu'un corps cellulaire possède deux types de prolongement :

— des prolongements qui vont en s'amincissant de plus en plus et se terminent à une faible distance (quelques dizaines de microns) du corps cellulaire. Ce sont les **dendrites** (on dit **une** dendrite et la prononciation correcte est **din**drite) ;
— un prolongement, plus gros que les dendrites, et dont le diamètre demeure sensiblement constant ; ce prolongement, toujours interrompu par une cassure, est l'**axone.** Parfois on peut le suivre sur une assez longue distance.

N.B. — Dans le reste de la préparation vous observez de petites taches bleues ; elles représentent les noyaux de cellules beaucoup plus petites que les corps cellulaires décrits ci-dessus, les **cellules de la névroglie,** dont nous parlerons plus loin.

L'examen de préparations du commerce permet de découvrir les divers éléments du cytoplasme. La figure 3 montre une coupe fine de substance grise des cornes antérieures de la moelle colorée au bleu de méthylène. Si le corps cellulaire photographié ici a un aspect ovoïde, c'est parce que la coupe ne passe pas par les prolongements cytoplasmiques. Le frottis a l'avantage de conserver l'ensemble de la cellule mais ne permet pas une étude détaillée du cytoplasme. On reconnaît le noyau et le nucléole. Dans le cytoplasme, on voit des corpuscules colorés en bleu ; ce sont les **corps de Nissl,** caractéristiques des cellules nerveuses. Différentes réactions révèlent que les corps de Nissl sont riches en ARN.

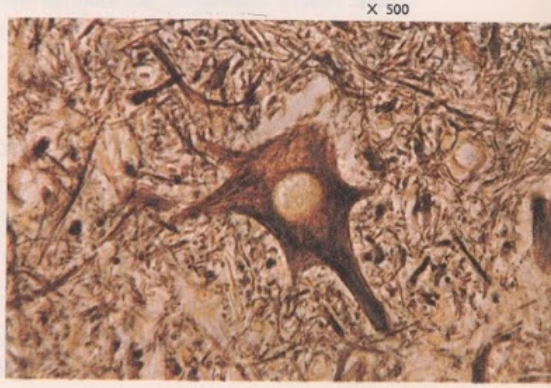
FIG. 3. - *Neurone multipolaire, corps de Nissl.*

X 600

Clichés M.-C. Neailles

FIG. 4. - *Neurone multipolaire, neurofibrilles.*

X 500

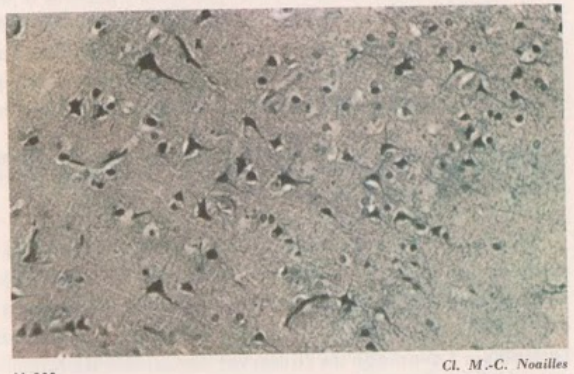


La figure 4 montre, elle aussi, une coupe de moelle épinière, mais après imprégnation par l'argent ; ce corps forme des dépôts noirs sur certains éléments. On distingue nettement le départ de l'axone. Dans le cytoplasme on voit des filaments, les **neurofibrilles,** qui s'engagent dans les dendrites et dans l'axone.

Enfin, d'autres techniques permettraient de voir les **mitochondries** et l'**appareil de Golgi,** éléments habituels de toute cellule. Les mitochondries sont particulièrement abondantes, ce qui est toujours le signe d'une activité chimique importante. L'appareil de Golgi forme, ici, un réseau autour du noyau. Son rôle n'est pas connu avec certitude.

L'ensemble des organites de la cellule nerveuse a été représenté sur le dessin de la figure 12.

L'écorce cérébrale La figure 7, p. 29 représente des coupes transversales d'un encéphale de Mouton au niveau des hémisphères cérébraux. La substance grise (en rose sur les photographies) est externe et forme l'**écorce cérébrale,** ou **cortex,** qui se retrouve sur toute la surface des hémisphères cérébraux, en suit toutes les circonvolutions et tous les replis. Son épaisseur est en moyenne de quelques millimètres. La substance blanche est interne.



Cl. M.-C. Noailles

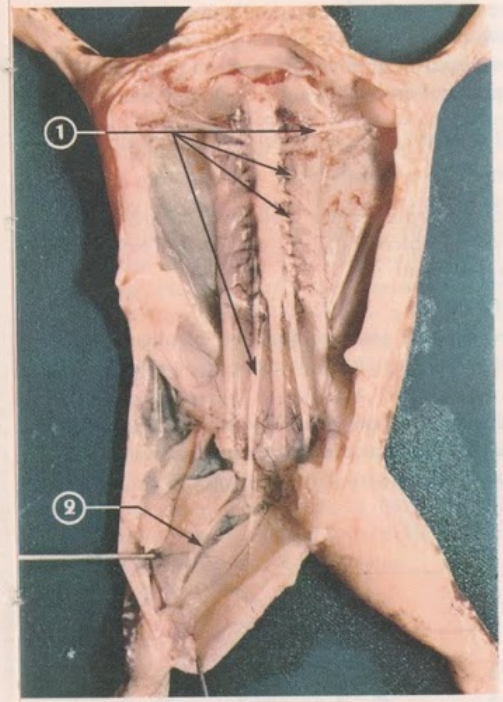
× 200

FIG. 5. - *Cellules multipolaires pyramidales du cerveau.*

Une coupe mince de substance grise observée au microscope, ou un frottis, montre des **corps cellulaires de forme pyramidale** (fig. 5 et 13) caractéristiques de l'écorce cérébrale. Par la disposition des dendrites autour du corps cellulaire, ces cellules sont comparables à celles des cornes antérieures de la moelle épinière, et peuvent être considérées comme des cellules multipolaires.

B - STRUCTURE MICROSCOPIQUE D'UN NERF

Observation d'un nerf dilacéré Il est facile d'observer les nerfs rachidiens de la Grenouille (fig. 6). Avant de pratiquer cette dissection, on immerge l'animal pendant quelques jours dans une solution de formol à 10 % qui durcit les nerfs et les rend moins fragiles. Les quatre dernières paires de nerfs rachidiens s'enchevêtrent et forment une sorte de réseau qu'on appelle un plexus, d'où s'échappe un nerf plus gros que les autres, le **nerf sciatique,** qui va innerver le membre postérieur.



Cl. Vallin

FIG. 6. - *Nerfs rachidiens* (1) *de la Grenouille. En* (2) *nerf sciatique.*

Sur la figure 6 on peut le suivre depuis la colonne vertébrale jusqu'au genou.

Prélevons un fragment de nerf sciatique et déposons-le sur une lame porte-objet dans une goutte de bleu de méthylène. A l'aide d'une aiguille à manche, dilacérons-le en passant de nombreuses fois la pointe longitudinalement dans le même sens. Au microscope, on voit que le nerf est dissocié en un grand nombre de fibres, les **fibres nerveuses,** ayant environ une dizaine de microns de diamètre. Une préparation du commerce colorée à l'acide osmique (fig. 7) permet de découvrir la structure de la fibre nerveuse. Dans sa partie axiale elle est constituée par un filament de nature cytoplasmique (en blanc sur la figure) dont l'aspect est identique à celui de l'axone des corps cellulaires ; on l'appelle également **axone** ou **cylindraxe.** Il est entouré d'une gaine colorée en noir par l'acide osmique, gaine constituée par de la **myéline,** substance lipidique complexe contenant de l'azote et du phosphore. A l'état naturel, sans coloration, elle est d'un blanc nacré, d'où l'aspect des nerfs.

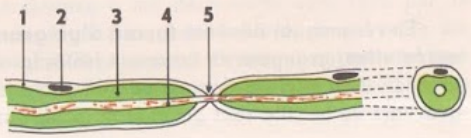
Le long de la fibre se trouvent des étranglements où la myéline disparaît. D'autres techniques montrent que la myéline est entourée d'une gaine mince, transparente, de nature cytoplasmique, possédant des noyaux : **la gaine de Schwann** (fig. 8). L'observation de la fibre nerveuse au microscope électronique montre que la myéline est une dépendance de la gaine de Schwann.

Cl. M.-C. Noailles

× 400

FIG. 7. - *Fibres nerveuses (nerf dissocié).*

FIG. 8. - *Schéma d'une fibre nerveuse.* 1. *Gaine de Schwann.* 2. *Noyau de la gaine de Schwann.* 3. *Myéline.* 4. *Axone.* 5. *Étranglement.*



En résumé, une fibre nerveuse d'un nerf rachidien comprend, de l'intérieur vers l'extérieur, un axone, une gaine de myéline produite par la gaine de Schwann. La myéline ne recouvre pas l'axone d'une façon continue : elle disparaît au niveau des étranglements. A cet endroit, la gaine de Schwann présente des perforations et l'axone est alors à nu.

Remarque. — Les fibres de certains nerfs appartenant au système nerveux sympathique sont dépourvues de myéline.

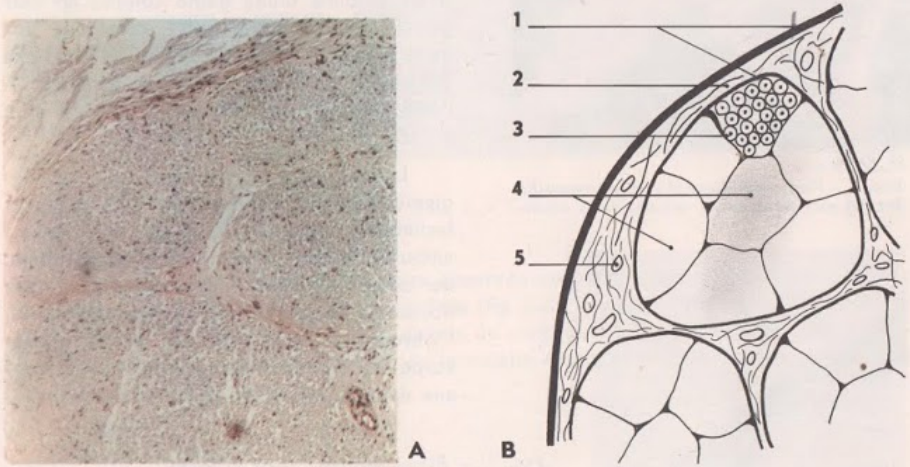
Coupe transversale d'un nerf Sur une coupe transversale d'un nerf rachidien observée au microscope (fig. 9), on voit de l'extérieur vers l'intérieur :

— une gaine protectrice de nature fibreuse, l'**épinèvre ;**

— des faisceaux de fibres nerveuses entourés chacun d'une gaine conjonctive lamelleuse, ou **périnèvre ;** le diamètre de ces faisceaux est variable mais ne dépasse pas un millimètre ;

— entre les faisceaux se trouvent des vaisseaux sanguins groupés par deux (une artériole et une veinule), et des cellules adipeuses, invisibles sur le document photographique ;

— à l'intérieur même des faisceaux, la gaine conjonctive envoie des ramifications.



Cl. M.-C. Noailles X 75

FIG. 9. - A. *Microphotographie de la coupe transversale d'un nerf.* B. *Interprétation schématique.* 1. *Épinèvre et périnèvre.* 2. *Gaine conjonctive.* 3. *Fibre nerveuse.* 4. *Faisceaux de fibres.* 5. *Vaisseau sanguin.*

En résumé, **un nerf est formé d'un grand nombre de fibres nerveuses parallèles entre elles,** groupées en faisceaux isolés les uns des autres par leurs gaines conjonctives. L'image d'un nerf est donnée par un câble téléphonique où les fils se rendant aux divers quartiers de la ville sont groupés et isolés par des enveloppes.

Les terminaisons nerveuses Si l'on suit un nerf vers la périphérie, on le voit se ramifier de plus en plus. La loupe binoculaire, puis le microscope sont nécessaires pour observer les ramifications au fur et à mesure qu'elles deviennent de plus en plus fines. Reprenons l'exemple du nerf sciatique, dont l'une des branches va se ramifier dans le muscle gastrocnémien situé dans la jambe de la Grenouille. La figure 10 nous montre une fibre nerveuse pénétrant dans une fibre musculaire (voir p. 100). La région où aboutit la fibre nerveuse a reçu le nom de **plaque motrice.** L'axone s'y ramifie en une **arborisation terminale.** Notons que la myéline disparaît ; mais certains noyaux de la plaque motrice appartiennent à la gaine de Schwann. La gaine conjonctive (périnèvre) vient se confondre avec la membrane de la fibre musculaire. La plaque motrice est interprétée comme une dépendance du tissu nerveux.

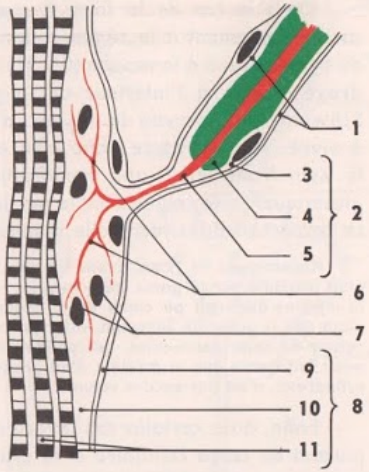


FIG. 10. - *Plaque motrice.* 1. *Gaine conjonctive.* 2. *Fibre nerveuse.* 3. *Gaine de Schwann.* 4. *Gaine de myéline.* 5. *Axone.* 6. *Arborisation terminale.* 7. *Noyaux de la plaque motrice.* 8. *Fibre musculaire.* 9. *Membrane.* 10. *Cytoplasme.* 11. *Deux fibrilles musculaires.*

C - SYNTHÈSE DES DIFFÉRENTES OBSERVATIONS : LE NEURONE

La notion de neurone Nous avons observé :

— dans la substance grise, des corps cellulaires portant des ramifications dont l'une, appelée cylindraxe ou axone, est toujours interrompue par une cassure ;

— dans les nerfs, des fibres nerveuses renfermant un cylindraxe dont la nature est apparemment la même que celle du cylindraxe partant du corps cellulaire.

D'autre part, nous savons que les fibres nerveuses s'épanouissent en arborisations terminales pénétrant, par exemple, dans les fibres musculaires.

On a donc supposé que la fibre nerveuse n'était que le prolongement de l'axone du corps cellulaire. D'autres arguments sont venus appuyer cette théorie. Examinons-les sommairement.

Si l'on sectionne un nerf rachidien, on constate que la partie périphérique des cylindraxes dégénère (fig. 11), alors que dans la partie reliée à la moelle les cylindraxes conservent leur organisation. Cette dégénérescence a été découverte vers 1850 par le physiologiste anglais Waller, d'où le nom de dégénérescence wallérienne qui lui a été donné. Or, des expériences réalisées sur de gros Protozoaires (Stentors) ont montré que si l'on coupait l'animal en deux, seule la partie possédant le noyau survivait et était même capable de réparer la perte de cytoplasme subie.

Dans le cas de la fibre à myéline, on assiste également à la régénération à partir du tronçon relié à la moelle (fig. 11) : le cylindraxe s'enfile à l'intérieur de la gaine de Schwann qui, pourvue de noyaux, a continué à vivre. Tout se passe donc bien comme si le cylindraxe était une ramification cytoplasmique d'une cellule dont la partie nucléée se trouverait dans la moelle épinière.

Remarque. — Nous avons dit que la myéline était produite par la gaine de Schwann ; cependant, la myéline disparaît au cours de la dégénérescence alors que la gaine de Schwann, elle, reste vivante. La raison de cette destruction, qui pendant longtemps avait fait croire que la myéline était produite par le cylindraxe, n'est pas encore connue.

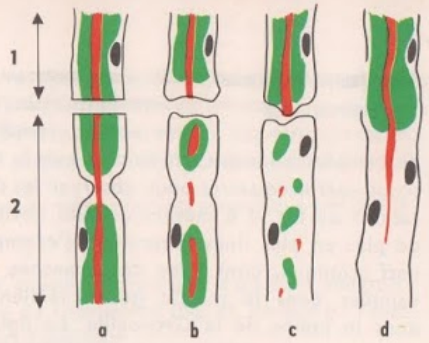


FIG. 11. - *Étapes de la dégénérescence* (b *et* c) *et de la régénération* (c *et* d) *d'une fibre nerveuse* (a) *après section.* 1. *Partie reliée au corps cellulaire.* 2. *Partie séparée du corps cellulaire.*

Enfin, dans certains cas favorables, on a pu montrer la continuité entre le cylindraxe partant du corps cellulaire et le cylindraxe de la fibre nerveuse.

L'ensemble :

— **corps cellulaire,** ou **péricaryon** (autour du noyau)
— **axone,** ou **cylindraxe**
— **arborisation terminale**

constitue la cellule nerveuse ou **neurone** (fig. 12).

Si le corps cellulaire a, en général, quelques dizaines ou même une centaine de microns de diamètre, l'axone peut avoir plus d'un mètre de long ; c'est le cas pour les axones des neurones multipolaires des cornes antérieures de la moelle, puisque certains d'entre eux vont innerver les muscles de la jambe.

Donc, ne négligez pas l'interruption de la fibre sur la figure 12 : le corps cellulaire est grossi environ mille fois en diamètre, et la fibre nerveuse, à la même échelle, devrait avoir un kilomètre, si nous pensons à l'exemple ci-dessus.

Le schéma de synthèse du neurone (fig. 12) nous montre :

— que dans la substance grise l'axone est à nu ;
— qu'il s'entoure de myéline dans la substance blanche (d'où l'aspect de cette dernière) ; comme la myéline est produite par la gaine de Schwann, cette dernière se prolonge donc dans la substance blanche ;
— que dans les nerfs l'axone est également protégé par la myéline et la gaine de Schwann, dont les éléments sont plus apparents que dans la substance blanche.

Il n'est pas question d'étudier ici le développement embryonnaire des neurones. Disons simplement que ce sont des cellules d'origine ectodermiques (l'ectoderme est la partie la plus superficielle d'un jeune embryon) qui s'enfoncent à l'intérieur de l'organisme. Puis, le futur neurone émet des prolongements cytoplasmiques qui deviendront les dendrites et l'axone.

Le neurone est une cellule hautement différenciée qui a perdu tout pouvoir de division : bien avant la naissance, les dizaines de milliards de neurones que possède l'organisme existent déjà. Toute perte de neurones par traumatisme, par action microbienne ou par dégénérescence spontanée, au cours du vieillissement de l'organisme, est donc définitive.

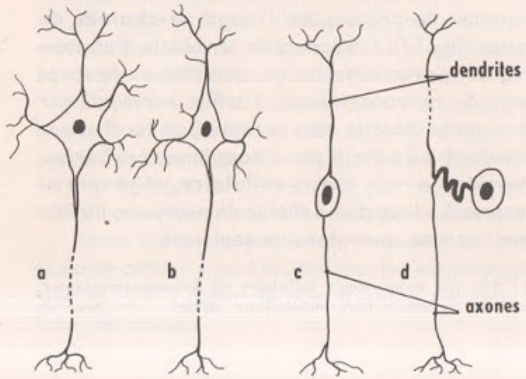
Les différentes formes de neurones

Les neurones peuvent avoir des aspects variés (fig. 13). Citons simplement :

— les **neurones multipolaires** (fig. 13 a), déjà étudiés ;
— les **neurones pyramidaux** du cortex cérébral (fig. 13 b) ;
— les **neurones bipolaires** (fig. 13 c), qui ne possèdent qu'une seule dendrite, ramifiée à son extrémité ; la figure représente un neurone bipolaire de la rétine ;
— les **neurones unipolaires** (fig. 13 d), appelés encore neurones en T. On les rencontre dans les ganglions rachidiens situés à l'intérieur du canal rachidien. L'axone et la dendrite unique sont réunis au départ du corps cellulaire sur une courte distance et se séparent ensuite.

Remarque. — Nous avons déjà mentionné l'existence, dans le tissu nerveux, de cellules de petite taille, très nombreuses, qui ne sont pas des neurones : les cellules de la névroglie. Nous n'en reparlerons plus. Signalons simplement qu'elles jouent des rôles variés : soutien, nutrition, etc. Ce sont des éléments absolument indispensables à la vie du tissu nerveux. On peut les considérer comme étant « au service » des neurones.

FIG. 12. - *Structure, schématisée, d'un neurone et des gaines de l'axone.* 1. *Corps cellulaire.* 2. *Mitochondrie.* 3. *Corps de Nissl.* 4. *Neurofibrille.* 5. *Réseau de Golgi.* 6. *Noyau.* 7. *Cytoplasme.* 8. *Prolongements cytoplasmiques.* 9. *Dendrite.* 10. *Axone.* 11. *Gaine de myéline.* 12. *Gaine de Schwann.* 13. *Noyau de la gaine de Schwann.* 14. *Étranglement.* 15. *Gaine conjonctive.* 16. *Membrane de la fibre musculaire.* 17. *Arborisation terminale.*



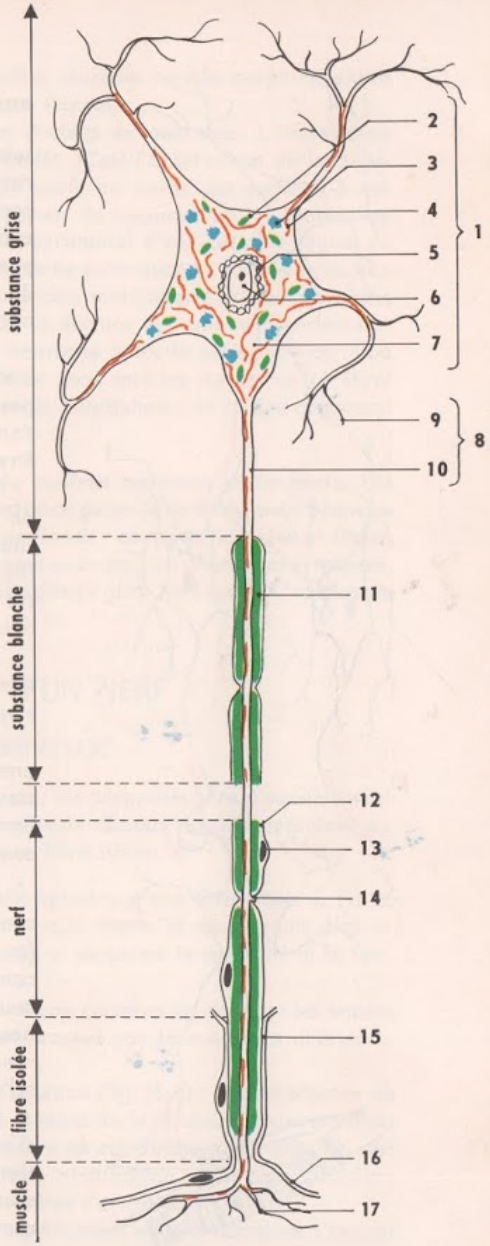


FIG. 13. - *Différentes formes de neurones.* a. *Neurone multipolaire.* b. *Neurone pyramidal.* c. *Neurone bipolaire.* d. *Neurone en T.*

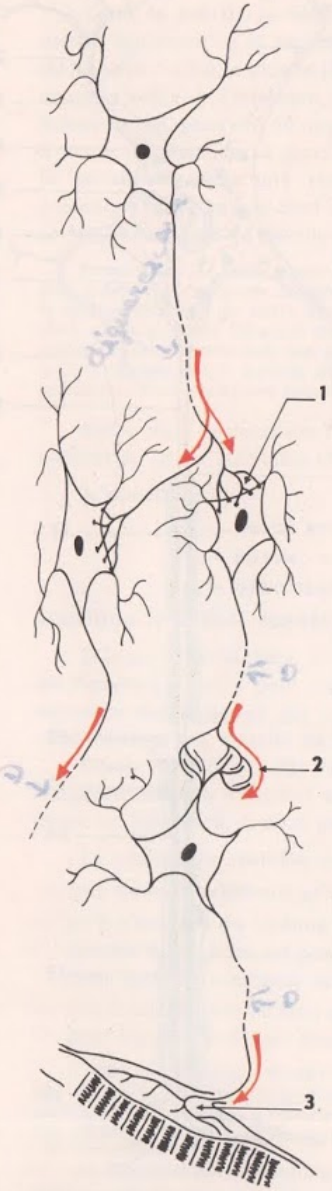


FIG. 14. - *Chaînes de neurones et synapses.* 1. *Synapse axone-corps cellulaire en boutons terminaux.* 2. *Synapse axone-dendrite.* 3. *Synapse arborisation terminale-fibre musculaire striée.* ⟶ *Sens de l'influx.*

Rapports entre les neurones a) **Les synapses.** Les corps cellulaires des neurones ne se rencontrent que dans la substance grise des centres nerveux, dans les ganglions rachidiens situés sur la racine postérieure des nerfs rachidiens, dans certains organes des sens (rétine par exemple), dans les ganglions des systèmes ortho et parasympathiques. Il n'y a pas de corps cellulaires de neurones dans la substance blanche ni dans les nerfs.

Quels sont les rapports des neurones entre eux ? L'étude microscopique des centres nerveux ne permet pas toujours de répondre à cette question. Cependant, dans certains cas, les rapports entre neurones ont pu être observés.

Dans les cornes antérieures de la moelle épinière, on voit des arborisations terminales où l'extrémité de chaque ramification se renfle en une sorte de bouton (fig. 14). Ces boutons terminaux viennent s'appliquer sur les corps cellulaires multipolaires que nous avons décrits précédemment.

Dans d'autres cas, les ramifications de l'arborisation terminale ne se renflent pas en boutons et viennent s'appliquer contre les dendrites du corps cellulaire.

Comme on le voit, **il y a simplement contact entre deux neurones,** et non continuité de substance. La microscopie électronique montre les deux membranes appliquées l'une contre l'autre. La zone de contact entre deux neurones a reçu le nom de **synapse.**

b) **Les chaînes de neurones.** On est donc conduit à considérer le tissu nerveux comme constitué (en dehors de la névroglie) par des neurones en contact les uns avec les autres. L'étude du fonctionnement permet de préciser qu'il s'agit de **chaînes de neurones** (fig. 14), l'arborisation terminale d'un neurone venant s'articuler avec les dendrites ou le corps cellulaire du neurone suivant. L'influx nerveux (voir p. 47) chemine dans le sens indiqué par les flèches : d'un neurone à l'autre il passe dans le sens **arborisation terminale ⟶ corps cellulaire,** et jamais en sens inverse. Le long d'une chaîne de neurones, l'influx nerveux chemine donc dans un seul sens.

Remarquons que, dans un neurone donné, l'influx chemine vers le corps cellulaire dans les dendrites, et au contraire s'en éloigne dans l'axone.

Il est souvent bien difficile de reconstituer les chaînes de neurones. L'observation microscopique ne donne que des renseignements limités. C'est l'observation de la dégénérescence wallérienne (p. 43), après coupures de nerfs ou après des sections à des niveaux différents de l'axe cérébro-spinal, qui a permis de reconstituer les chaînes de neurones. Citons un exemple. L'axone d'un neurone pyramidal d'une certaine région du cortex frontal, la zone motrice, descend jusqu'à une corne antérieure de la moelle où son arborisation terminale vient en contact avec un neurone multipolaire (c'est la synapse que nous avons décrite précédemment) ; l'axone de ce dernier neurone va innerver une fibre musculaire. Il y a donc une chaîne de deux neurones entre la zone motrice, d'où part l'ordre, et le muscle qui se contracte. Mais cette zone motrice du cortex cérébral reçoit elle-même des axones venant d'autres régions de l'encéphale : la chaîne comprend donc, en réalité, plus de deux neurones.

Conclusion Le système nerveux se compose de **centres nerveux** et de **nerfs.** Les centres nerveux sont formés de **substance grise** et de **substance blanche** qui sont constituées par des parties différentes des neurones : **corps cellulaires** et **fibres à myéline.** Les **neurones,** disposés en chaînes, viennent en contact au niveau des **synapses.** Entre les neurones se trouvent les **cellules de la névroglie** (« glu » nerveuse). **L'ensemble forme le tissu nerveux.**

II. LES PROPRIÉTÉS D'UN NERF

A - L'INFLUX NERVEUX

Un nerf étant constitué par des faisceaux d'axones, ses propriétés seront sensiblement les mêmes que celles d'une fibre nerveuse. L'étude globale du nerf nous permet donc de connaître approximativement le fonctionnement d'une fibre isolée.

Expérience On détruit l'encéphale et la moelle épinière d'une Grenouille à l'aide d'une aiguille à manche. L'animal reste inerte et ne présente plus ni mouvements volontaires, ni mouvements réflexes : on a supprimé la motricité et la sensibilité. L'animal ne souffre donc pas.

On dégage le nerf sciatique en incisant la peau d'une cuisse et en écartant les masses musculaires. Puis la Grenouille est suspendue à un crochet par la mâchoire inférieure. Les pattes postérieures pendent librement.

Pinçons le nerf sciatique à l'aide d'une pince à dissection (fig. 15 A) : le pied effectue un bref battement. Ce mouvement est provoqué par les muscles de la jambe, muscles innervés par le nerf sciatique. On dit que **le nerf est excitable et conducteur.** En effet, le nerf a réagi à la pression provoquée par le pincement. Une modification locale s'est produite : le nerf a « répondu ». C'est ce phénomène qui constitue l'excitabilité.

Nous n'aurions pas eu connaissance de cette modification si les muscles ne s'étaient pas contractés. La modification locale s'est propagée le long du nerf, du point excité jusqu'aux muscles. On a donné le nom **d'influx nerveux** au phénomène qui s'est ainsi déplacé le long des axones.

L'excitabilité et la conductibilité sont des phénomènes liés à l'activité du cytoplasme des axones. L'action des anesthésiques (éther, chloroforme, etc.), par exemple, suspend ces propriétés. Elles réapparaissent quand l'anesthésique a disparu.

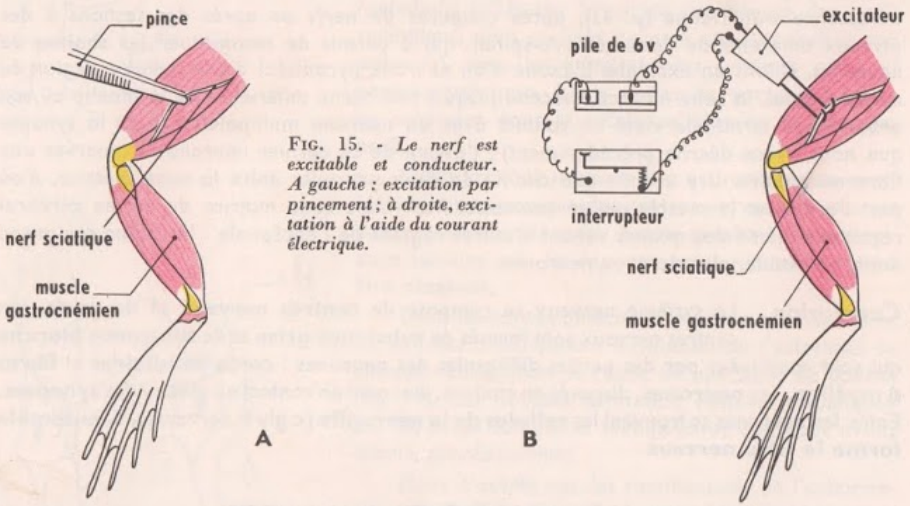


FIG. 15. - *Le nerf est excitable et conducteur. A gauche : excitation par pincement ; à droite, excitation à l'aide du courant électrique.*

Excitabilité Les excitants du nerf sont variés : **excitants mécaniques** (choc, pincement, piqûre), **physiques** (électricité, brusques variations de température), **chimiques** (acides dilués, bases diluées).

N.B. — Le nerf sciatique est peu sensible aux excitants chimiques.

L'excitant de loin le plus utilisé dans les expériences de physiologie est le courant électrique. La figure 15 B représente un montage très simple. Une batterie d'accumulateurs, ou une pile, fournit un courant continu de quelques volts, très largement suffisant (voir page suivante). Les pôles sont reliés aux branches d'un excitateur sur lequel on charge le nerf, qui ferme le circuit. Un interrupteur complète le montage.

Fermons le circuit en abaissant l'interrupteur : le pied effectue un mouvement et revient à sa position initiale. Bien que le courant continue à passer, puisque l'interrupteur est toujours abaissé, aucun mouvement ne se produit plus. Ouvrons le circuit en relevant l'interrupteur : nous observons à nouveau un mouvement du pied. Autrement dit, les muscles qui provoquent le mouvement du pied ne se contractent qu'à la fermeture et à l'ouverture du circuit, ce qui veut dire que le nerf sciatique est excité, non pas par le passage du courant, mais par la variation de potentiel lors de la fermeture et de l'ouverture du circuit. Il faut que la variation soit assez brusque ; si, à l'aide d'un potentiomètre, on passe très lentement de 0 à 3 volts, par exemple, aucune réponse n'est enregistrée.

Le courant électrique constitue l'excitant idéal pour les expériences de physiologie : on peut le faire varier facilement et mesurer l'intensité de l'excitation, c'est-à-dire le voltage ; la durée de l'excitation peut être connue avec une grande précision, de l'ordre du cent millième de seconde. De plus, le courant électrique ne lèse pas le nerf si l'on demeure dans des limites raisonnables de voltage et d'ampérage.

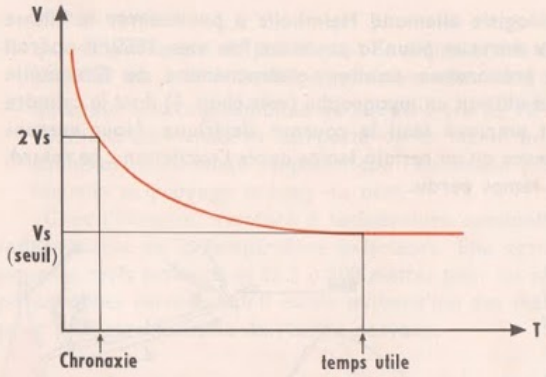


FIG. 16. - *Courbe d'excitabilité du nerf en fonction du temps et du voltage du courant. Chronaxie.*

Pour qu'une excitation, mécanique, physique, chimique, soit efficace, il faut qu'elle atteigne une intensité minimale appelée **seuil d'intensité.** Dans le cas du courant électrique, ce seuil porte le nom de **rhéobase,** ou **voltage rhéobasique :** c'est le plus faible voltage qui permette d'obtenir une réponse (ici, quelques centièmes de volt).

Quand le temps de passage du courant tombe au-dessous d'une certaine valeur, très faible comme nous le verrons, il est nécessaire, pour obtenir une réponse, d'utiliser un voltage plus élevé que le voltage rhéobasique ; plus le temps de passage est bref, plus le voltage doit être élevé. Il est possible de tracer une courbe du voltage nécessaire en fonction du temps de passage du courant (fig. 16).

On appelle **temps utile,** la plus faible durée de passage du courant rhéobasique qui donne une réponse. Cette durée est de l'ordre de 10 à 20 dix millièmes de seconde. Pour caractériser l'excitabilité d'un nerf, on dispose donc de deux facteurs :

— Le voltage rhéobasique : plus le nerf est excitable, plus ce voltage est faible ;

— Le temps utile : plus le nerf est excitable, plus le temps utile est court.

Louis Lapicque (voir p. 36) eut l'idée de combiner les deux facteurs. Le voltage rhéobasique d'un nerf étant trouvé, Lapicque double ce voltage et recherche le temps minimal pendant lequel le courant doit passer pour qu'une réponse soit enregistrée (fig. 16). Il appelle ce temps **chronaxie.** Plus le nerf est excitable, plus sa chronaxie est faible. La chronaxie du nerf sciatique de la Grenouille varie de 2 à 6 dix millièmes de seconde. Chez l'Homme, elle est de 2 à 5 dix millièmes de seconde pour les nerfs moteurs, et de 20 à 30 dix millièmes pour les nerfs de la sensibilité douloureuse.

On peut aussi mesurer la chronaxie d'un muscle : elle est la même que celle du nerf qui commande ce muscle (loi de l'isochronisme).

La chronaxie varie en fonction de certains facteurs. Chez les animaux à température variable, comme la Grenouille, elle diminue quand la température du corps augmente, et, inversement, croît quand la température s'abaisse. Il est des médicaments qui, comme le gardénal, augmentent la chronaxie. Les anesthésiques agissent dans le même sens et la chronaxie augmente jusqu'à l'abolition complète de l'excitabilité.

Si les chronaxies du nerf et du muscle correspondant deviennent différentes l'une de l'autre, le nerf ne peut plus commander le muscle et il en résulte une paralysie. Ainsi, le curare (poison d'origine végétale des Indiens de l'Amérique du Sud), qui augmente la chronaxie du muscle, agit comme un poison paralysant. La strychnine, elle, diminue la chronaxie du nerf, provoquant la contracture du muscle puis sa paralysie.

Conductibilité : vitesse de l'influx nerveux Le physiologiste allemand Helmholtz a pu mesurer la vitesse de l'influx nerveux pour la première fois vers 1850. Il opérait sur une préparation sciatique-gastrocnémien de Grenouille (fig. 17) et utilisait un myographe (voir chap. 6) dont le cylindre tournait très rapidement. L'excitant employé était le courant électrique. Nous verrons (p. 105) que la contraction ne commence qu'un certain temps après l'excitation : ce retard, qui a diverses causes, est appelé le temps perdu.

Voici comment Helmholtz procédait.

Première expérience. — On excite le nerf sciatique en A, tout près du muscle. Sur le cylindre, le stylet inscripteur trace la courbe représentée en noir sur la figure 17. Un signal indique l'instant précis de l'excitation. **La distance EC représente donc le temps perdu *t*.** Connaissant la vitesse de rotation du cylindre et la longueur de sa circonférence, on peut calculer facilement le temps *t*. Pour une mesure précise, le cylindre doit tourner très vite, *t* valant environ un centième de seconde.

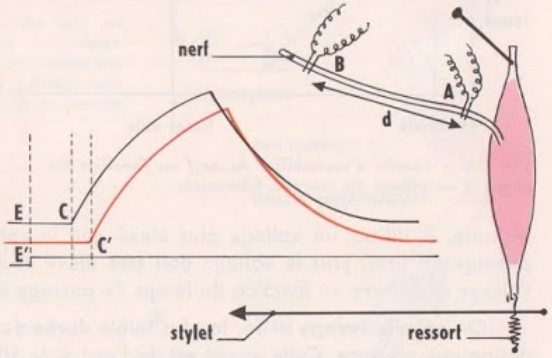


FIG. 17. - *Principe de la mesure de la vitesse de l'influx nerveux.*

Deuxième expérience. — Le sciatique est excité en B, aussi loin que possible du muscle. On obtient une deuxième courbe, représentée en rouge sur la fig. 17. Cette courbe est décalquée soigneusement, ainsi que le trait provenant du signal, puis reportée sur la première. En faisant coïncider les traits indiquant les débuts des excitations dans la première et la deuxième expérience, **on voit que le temps perdu *t'*, représenté par E'C', est plus long que dans la première expérience.** Or, la seule différence entre les deux expériences est le trajet que doit parcourir l'influx nerveux. En effet, la fatigue n'est pas intervenue : si l'on porte à nouveau une excitation en A, on retrouve un temps perdu égal à *t*.

Helmholtz pensa que la différence $t' - t$, représentée par E'C' — EC, avait bien pour seule cause le temps mis par l'influx nerveux pour parcourir la distance BA. Si nous appelons *d* cette distance, nous pouvons écrire :

$$V = \frac{d}{t' - t}$$

La Grenouille étant un animal à température variable, Helmholtz fit des mesures à différentes températures :

Température extérieure	Vitesse de l'influx en mètres par seconde (ordre de grandeur)
18°	25 m
28°	50 m
38°	100 m

Nous constatons :

— que cette vitesse n'est pas du tout du même ordre de grandeur que celle de l'électricité (300 000 km à la seconde). L'influx nerveux n'est donc pas un courant électrique ;

— que pour une augmentation de température de 10° la vitesse double. Or la vitesse des réactions chimiques se comporte de la même façon, c'est une loi bien connue des chimistes. Cela laisse supposer que l'excitation provoque une modification chimique, laquelle se propage le long du nerf.

Chez l'Homme, Vertébré à température constante, la vitesse de l'influx nerveux est indépendante de la température extérieure. Elle varie de 50 à 100 mètres par seconde pour les nerfs moteurs, et de 5 à 100 mètres pour les nerfs sensitifs. Nous verrons, dans les paragraphes suivants, qu'il existe aujourd'hui des méthodes plus rapides et plus précises pour mesurer la vitesse de l'influx nerveux.

B - PHÉNOMÈNES ÉLECTRIQUES ACCOMPAGNANT LE PASSAGE DE L'INFLUX NERVEUX

Potentiel de repos, potentiel d'action Une électrode *a* est placée à la surface d'un nerf et une électrode *b* sur la section de ce nerf (fig. 18). Elles sont reliées par un fil conducteur sur le trajet duquel se trouve un galvanomètre très sensible. Cet appareil indique une **différence de potentiel de 30 à 70 millivolts** entre la surface et l'intérieur. La surface est polarisée positivement par rapport à l'intérieur. A cette différence de potentiel on a donné le nom de **potentiel de repos.**

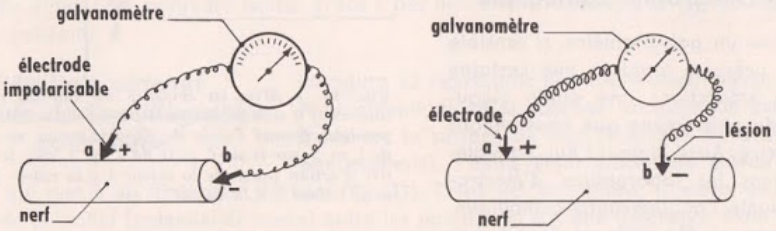


FIG. 18. - *Mise en évidence du potentiel de repos d'un nerf.*

On obtient la même différence de potentiel en pratiquant une lésion (brûlure par exemple) qui met à nu l'intérieur du nerf, et en y plaçant la seconde électrode *b*.

Si l'on dispose les deux électrodes à la surface du nerf, l'aiguille du galvanomètre n'indique aucune différence de potentiel. **Tous les points de la surface sont donc au même niveau potentiel.**

Excitons maintenant le nerf en un point E (fig. 19) à l'aide d'un courant électrique, ou d'un choc, ou d'un acide, etc. Nous voyons l'aiguille du galvanomètre effectuer un rapide mouvement de droite à gauche puis de gauche à droite et enfin revenir à zéro. Que s'est-il passé ?

Le premier mouvement de l'aiguille, vers la gauche, indique une différence de potentiel entre les points *a* et *b*, ce dernier se trouvant polarisé positivement par rapport au point *a*.

Cette différence de potentiel ainsi apparue, de l'ordre de 30 à 50 millivolts, est appelée **potentiel d'action.** Au point *a*, la différence de potentiel avec l'intérieur du nerf tend à s'annuler. **Il y a donc bien dépolarisation de la surface au point *a*.**

Le second mouvement de l'aiguille nous indique une différence de potentiel en sens inverse, le point *b* devenant négatif par rapport au point *a* qui a retrouvé son niveau potentiel primitif.

Enfin, le retour de l'aiguille à la graduation 0 nous montre que les points *a* et *b* ont retrouvé le même potentiel. On pourrait mettre en évidence le potentiel de repos entre la surface et l'intérieur. De cette expérience nous pouvons tirer la conclusion suivante : **une onde de dépolarisation se propage à la surface du nerf à partir du point excité.**

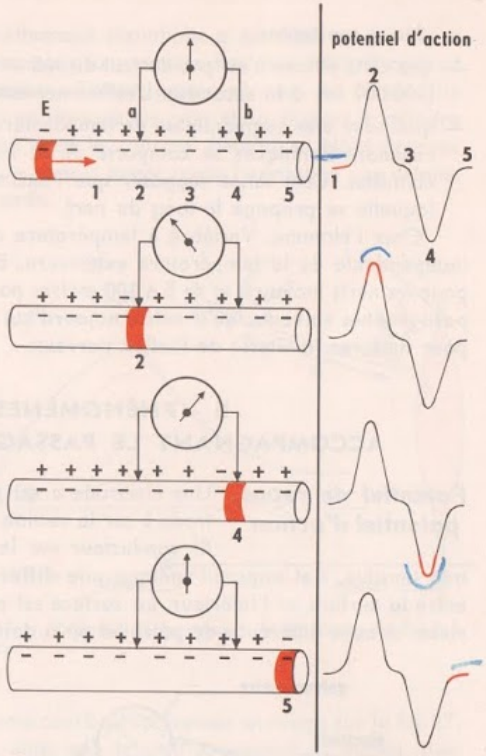


FIG. 19. - *Mise en évidence du courant d'action consécutif à une excitation et potentiel d'action correspondant. Quand l'onde de dépolarisation se déplace de 1 en 2 sur le nerf, puis de 2 en 3, etc., le potentiel d'action passe de la valeur 1 à la valeur 2, puis de la valeur 2 à la valeur 3, etc.*

L'oscillographe cathodique

Mais un galvanomètre, si sensible soit-il, présente toujours une certaine inertie empêchant une étude rigoureuse du phénomène que nous venons de décrire. Aussi, aujourd'hui, emploie-t-on dans les laboratoires d'électrophysiologie l'oscillographe cathodique. Cet appareil (fig. 20) est formé par un tube cathodique au fond fluorescent. Un filament (cathode) chauffé par la batterie *b* produit un faisceau d'électrons. Une batterie B crée entre le filament et l'anode une différence de potentiel de l'ordre de mille volts. Les électrons émis par le filament sont attirés par une anode en forme de tube cylindrique. Les électrons qui traversent ce tube forment un faisceau qui va bombarder l'écran fluorescent et le rend lumineux au point frappé. Avant d'arriver sur l'écran, ce faisceau, qui à la sortie de l'anode est rectiligne, passe entre deux plaques métalliques parallèles en relation avec les électrodes posées à la surface du nerf.

Le potentiel d'action du neurone, très fortement amplifié, crée entre ces deux plaques parallèles une différence de potentiel qui agit sur le faisceau d'électrons en le déviant verticalement. On ne verrait, dans ces conditions, qu'un trait vertical sur l'écran, et il serait impossible d'étudier la variation dans le temps. Deux autres plaques, perpendiculaires aux premières, sont reliées à une batterie et à un condensateur (non représenté sur la

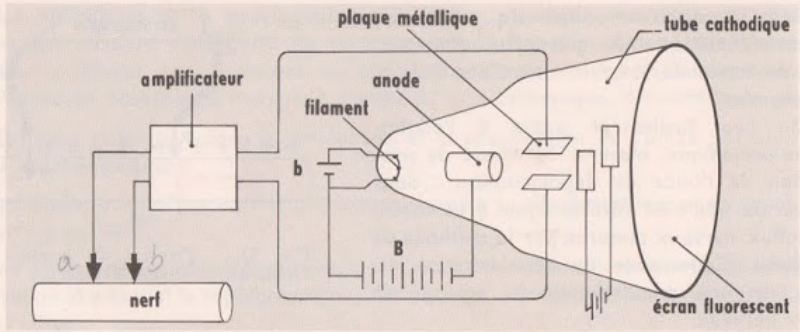


FIG. 20. - *Schéma simplifié de l'oscillographe cathodique*

figure). La charge du condensateur fait augmenter la différence de potentiel et le faisceau d'électrons se déplace de gauche à droite. Ces variations régulières de potentiel provoquent un déplacement horizontal du faisceau d'électrons. Le nerf étant au repos, on ne voit qu'un trait horizontal sur l'écran fluorescent. Au moment de l'excitation, le mouvement vertical dû au potentiel d'action et le mouvement horizontal dû à la charge du condensateur donnent une courbe résultante qui nous permet de suivre l'évolution dans le temps du potentiel d'action.

Cette courbe peut être observée à l'œil nu, photographiée ou filmée. On peut donc à l'aide de l'oscillographe cathodique faire une étude précise du potentiel d'action du nerf et même d'une fibre nerveuse isolée, grâce à des micro-électrodes et à un système amplificateur puissant.

Résultats obtenus à l'aide de l'oscillographe cathodique

La figure 22 représente des **électroneurogrammes.** Pour obtenir de telles courbes, on applique une électrode sur la surface du nerf (sciatique de Grenouille par exemple), l'autre étant placée au niveau d'une lésion qui met à nu l'intérieur du nerf (fig. 21). Dans ces conditions, il existe une différence de potentiel (potentiel de repos) entre les points *a* et *b*. Cette différence étant stable, on observe une droite horizontale sur l'écran fluorescent du tube cathodique.

Portons une excitation unique, très brève, sur le nerf, au point E : choc, pincement, décharge électrique, etc. (fig. 21). Il apparaît sur l'écran fluorescent la courbe représentée en A sur la figure 22. Après un temps perdu AB très court, la courbe monte brusquement (BC), ce qui indique une chute de la différence de potentiel (potentiel d'action). En effet, le montage est réalisé de telle façon, qu'une diminution de la différence de potentiel se traduit par une montée du spot lumineux : la courbe se lit plus facilement. Puis la courbe redescend et redevient rectiligne.

Que s'est-il passé sur le nerf ? L'onde de dépolarisation partant de E arrive en *a*. La différence de potentiel entre *a* et *b* tend donc à s'annuler, ce qui provoque la montée du spot. Puis l'onde de dépolarisation étant passée, *a* redevient positif par rapport à *b*.

Remarque. — Après le passage de l'onde de dépolarisation la différence de potentiel devient pendant un bref instant plus forte qu'avant le passage (voir D E sur la courbe) ; il n'est pas question d'interpréter ici ce phénomène.

Donc, **la courbe monophasique obtenue est caractéristique du potentiel d'action.** La durée totale de la courbe est d'une à deux millisecondes.

On peut facilement, grâce à l'oscillographe cathodique, mesurer la vitesse de propagation de l'onde de dépolarisation : dans tous les cas elle s'est révélée égale à la vitesse de l'influx nerveux mesurée par la méthode de Helmholtz. Cette onde de dépolarisation est donc bien une manifestation du passage de l'influx nerveux.

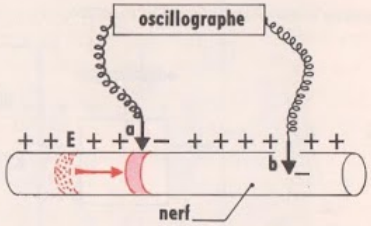


FIG. 21. - *Principe du montage pour l'étude des variations de potentiel.*

Des excitations assez rapprochées donnent la courbe B et des excitations très rapprochées, la courbe C (fig. 22). La diminution de l'amplitude des variations de potentiel indique une fatigue du nerf dans les conditions de l'expérience. Des excitations très rapprochées engendrent donc un **train d'ondes. Dans le fonctionnement physiologique des nerfs,** c'est-à-dire dans les conditions naturelles, **on enregistre également des trains d'ondes :** de 10 à 250 par seconde sur les fibres sensitives, de 5 à 90 sur les fibres motrices.

Une expérience particulièrement démonstrative a été réalisée dès 1930. Deux électrodes sont posées à la surface du nerf auditif d'un Chien. Par l'intermédiaire d'amplificateurs puissants, elles sont reliées à un haut-parleur. L'expérimentateur parle à l'oreille du Chien : les paroles sont répétées par le haut-parleur, ce qui prouve que le nerf auditif a transmis des trains d'ondes tout comme un conducteur téléphonique.

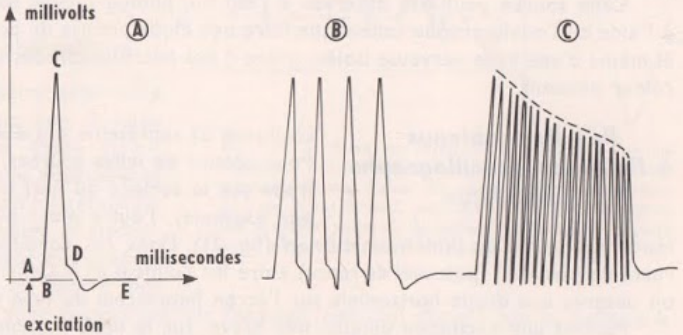


FIG. 22. - *Électroneurogrammes (potentiels d'action) correspondant à une seule excitation* (A), *à des excitations assez rapprochées* (B) *et très rapprochées* (C).

Nature de l'influx nerveux

Il faut bien comprendre que l'influx nerveux n'est pas du tout comparable à un courant électrique. Sa vitesse, d'abord, est très différente. Refroidi à zéro degré, un nerf ne donne plus naissance à l'influx nerveux et ne le conduit plus, alors qu'il continue à conduire le courant électrique. Il en est de même dans une atmosphère privée d'oxygène.

La naissance et la propagation de l'influx nerveux sont des phénomènes vitaux qui exigent l'intégrité de structure et de fonctionnement des fibres nerveuses, constituées, nous le savons, de cytoplasme. Comme tout cytoplasme, celui de la fibre nerveuse absorbe de l'oxygène, rejette du gaz carbonique, consomme du glucose.

On peut distinguer, dans la production et la propagation de l'influx nerveux, deux sortes de phénomènes :

— **des phénomènes purement physiques,** comme la dépolarisation en un point de la surface du nerf ;

— **des phénomènes physiologiques,** qui se produisent immédiatement après la dépolarisation et assurent la repolarisation. C'est pour ces derniers phénomènes que l'oxygène est nécessaire.

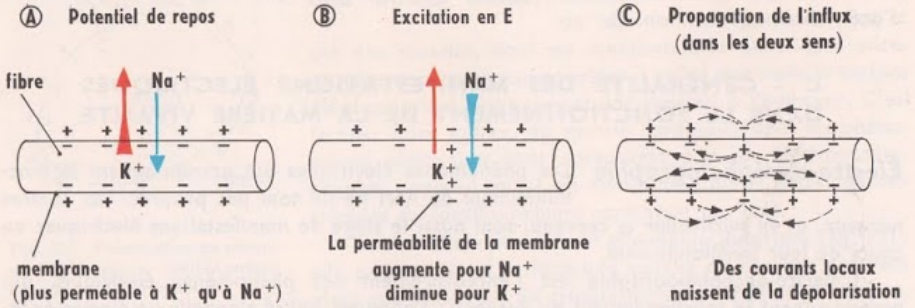


FIG. 23. - *Représentation schématique du mécanisme de la dépolarisation et de la propagation de l'influx dans une fibre nerveuse.*

Quelle est la nature des phénomènes physiques ? Nous verrons dans un chapitre ultérieur (chap. 11) qu'une cellule vivante opère constamment des échanges à travers sa membrane avec le milieu extérieur. C'est le cas pour une fibre nerveuse, portion de cellule formée de cytoplasme entouré d'une membrane. Des expériences délicates ont montré qu'au repos les ions K+ sortent plus facilement qu'ils n'entrent (fig. 23 A). Les ions Na+ ont bien tendance à pénétrer dans la fibre, mais cette pénétration est très faible par rapport au départ d'ions K+. Il en résulte une différence de potentiel entre l'intérieur de la fibre et l'extérieur : la surface de la fibre est polarisée positivement.

Au moment de l'excitation (fig. 23 B), la perméabilité de la membrane pour les ions Na+ augmente brusquement. Ces ions entrent alors en grande quantité à l'intérieur de la fibre, qui devient chargé positivement par rapport à l'extérieur (différence de potentiel de 50 millivolts environ). Il entrerait et sortirait ainsi à chaque excitation environ 250 000 ions par micron carré, et cet échange s'accomplirait en un temps très court, de l'ordre du millième de seconde. On dit que la fibre excitée fonctionne, au point d'excitation, comme une « pompe à sodium ».

Remarque. — On constate une différence avec le nerf : la surface de ce dernier reste toujours légèrement positive par rapport à l'intérieur, ce qui n'est pas le cas ici.

A partir d'un point excité artificiellement, la dépolarisation se propage dans les deux sens (fig. 23 C). Des courants locaux naissent de la dépolarisation ; l'influx nerveux progresse dans les deux sens. Physiologiquement, dans une chaîne de neurones, il n'en est pas ainsi ; l'influx ne se propage que dans un seul sens : vers le corps cellulaire dans une dendrite, du corps cellulaire vers l'arborisation terminale dans un axone. Une brusque modification de perméabilité aux ions entraînant une dépolarisation de la surface de la fibre est donc à l'origine de l'influx nerveux.

Les phénomènes physiologiques se manifestent, nous l'avons dit, par le besoin d'oxygène : privée d'oxygène, une fibre nerveuse perd rapidement ses propriétés d'excitabilité et de conductibilité. Pendant l'activité, la consommation d'oxygène et de glucose augmente, ainsi que le rejet de gaz carbonique et la production de chaleur.

Certains acides aminés (l'acide glutamique et l'acide aspartique) joueraient un rôle important. Des composés phosphatés, des enzymes interviennent également. De plus, on a constaté que l'activité de la fibre nerveuse s'accompagne toujours de production d'acétylcholine (voir chap. 7).

C - GÉNÉRALITÉ DES MANIFESTATIONS ÉLECTRIQUES DANS LE FONCTIONNEMENT DE LA MATIÈRE VIVANTE

Électro-encéphalographie Les phénomènes électriques qui accompagnent le fonctionnement du nerf ne lui sont pas propres. Les centres nerveux, et en particulier le cerveau, sont aussi le siège de manifestations électriques au cours de leur fonctionnement.

L'électro-encéphalographie est l'enregistrement des phénomènes électriques qui accompagnent le fonctionnement du cerveau ; l'appareil utilisé s'appelle un électro-encéphalographe. Les premiers enregistrements ont été effectués en 1929. Pour déceler ces manifestations électriques, il était indispensable, alors, de poser des électrodes directement à la surface du cortex cérébral. Aujourd'hui, il n'est plus nécessaire de perforer le crâne : il suffit de poser les électrodes au contact du cuir chevelu.

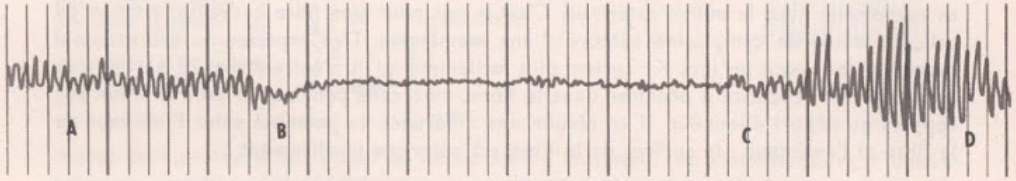


FIG. 24. - *Électro-encéphalogramme.* A-B. *Le patient a les yeux fermés et n'effectue aucun travail cérébral (ondes α-fréquence 10 par seconde).* B-C. *Il ouvre les yeux (ondes β-fréquence 20 à 25 par seconde).* C-D. *Il ferme les yeux (ondes α dites « en fuseau »).*

L'électro-encéphalographe reçoit les messages électriques du cerveau, les amplifie et les enregistre sur une bande de papier qui se déroule. La précision est telle que l'on peut obtenir un enregistrement particulier pour un territoire donné du cortex cérébral. Les enregistrements obtenus sont appelés électro-encéphalogrammes (fig. 24) ; les courbes

enregistrées présentent un rythme régulier et diffèrent suivant l'activité cérébrale de l'individu.

Si le sujet est au repos cérébral absolu (s'il ne reçoit aucune excitation lumineuse, sonore, etc., s'il n'effectue aucun mouvement, ni aucune opération intellectuelle), l'appareil enregistre des ondes α : ce sont des oscillations régulières (fig. 24) dont la fréquence se situe chez l'adulte entre 8 et 12 cycles par seconde. Si le sujet est en état d'activité cérébrale, c'est-à-dire s'il effectue un travail intellectuel, s'il subit des excitations lumineuses ou sonores intenses, l'appareil enregistre alors des ondes β caractérisées par une amplitude plus faible et une fréquence plus élevée (18 à 25 cycles par seconde).

L'électro-encéphalographie rend de précieux services à la médecine, mais ces phénomènes électriques ne nous renseignent pas sur les mécanismes de la pensée.

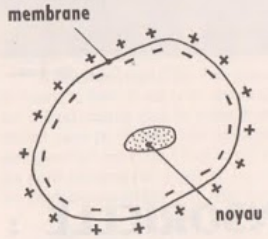


FIG. 25. - *Polarisation au niveau de la membrane cytoplasmique dans la cellule vivante.*

Généralisation aux autres tissus Tous les organes sont le siège de manifestations électriques au cours de leur fonctionnement : c'est le cas des muscles, dont les manifestations électriques enregistrées sont assez comparables à celles des nerfs, la surface étant polarisée positivement par rapport à l'intérieur. C'est le cas. entre autres, du muscle cardiaque dont les phénomènes électriques sont enregistrés par un électrocardiographe, appareil utilisé en médecine pour le dépistage des troubles du fonctionnement cardiaque (p. 116).

Toute cellule vivante est elle-même polarisée (fig. 25) ; elle présente à sa surface une couche de charges positives alors que l'intérieur du cytoplasme est chargé négativement. A la mort de la cellule, cette polarisation disparaît. Elle provient des échanges accomplis avec le milieu extérieur ; les macromolécules chargées négativement ne peuvent sortir de la cellule, tandis que les échanges d'ions avec le milieu extérieur, qui s'accomplissent au niveau de la membrane, favorisent la polarisation positive de cette membrane cellulaire.

CONCLUSION

Le système nerveux est formé de cellules hautement spécialisées, les neurones, disposés en chaînes mettant en relation les centres nerveux entre eux et les centres avec tous les organes. Il n'y a pas continuité du cytoplasme entre deux neurones, mais simplement contact au niveau des synapses.

Le long des fibres nerveuses se propage l'influx nerveux, manifestation encore mal connue d'une modification de l'activité cytoplasmique. Le passage de l'influx s'accompagne de **phénomènes électriques** bien étudiés grâce à l'oscillographe cathodique.

Nous verrons que le système nerveux remplit plusieurs missions. Il nous fait connaître, par l'intermédiaire des organes des sens, le milieu où nous vivons ; il nous renseigne sur le fonctionnement de nos organes ; enfin, c'est lui qui commande la contraction des muscles de la vie de relation et de la vie de nutrition, ainsi que la sécrétion de certaines glandes.

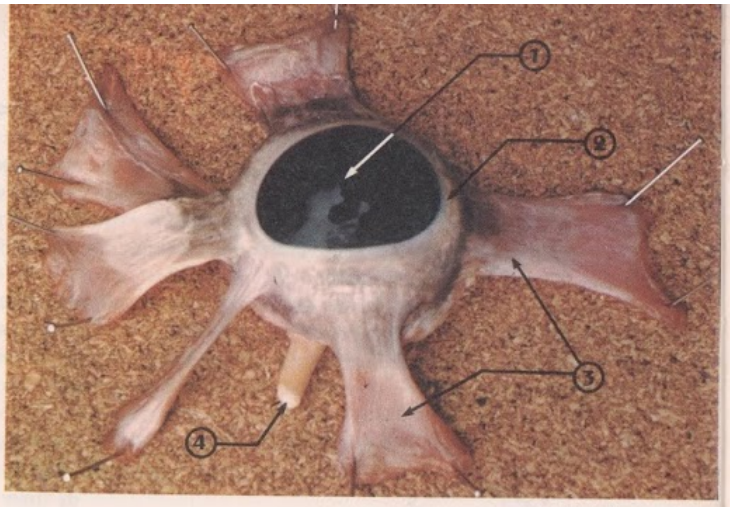


FIG. 1. - *L'œil de Bœuf et ses muscles. 1. Cornée. 2. Sclérotique. 3. Muscles. 4. Nerf optique.*

Cl. Vallin

ÉTUDE D'UNE FONCTION SENSORIELLE : LA VISION

Grâce aux organes des sens, l'Homme et les animaux peuvent connaître le milieu extérieur et s'y mouvoir. Le toucher permet de reconnaître la nature d'une surface, lisse ou rugueuse ; la peau recueille également les excitations thermiques. L'odorat, assez peu important chez l'Homme, très développé chez d'autres espèces, comme le Chien, renseigne sur la présence de certaines substances. L'oreille détecte les vibrations sonores. L'œil, enfin, est excité par les vibrations électromagnétiques de très faibles longueurs d'onde (0,4 μ à 0,8 μ). C'est, chez l'Homme, l'organe des sens le plus perfectionné, celui qui met le mieux l'individu en relation avec le monde extérieur en lui faisant connaître à distance la forme des objets et ce qu'on appelle « leur » couleur. Grâce à l'œil, l'Homme peut se déplacer facilement et rapidement, par ses propres moyens ou à l'aide des machines qu'il a inventées. C'est donc, de tous les organes des sens, le plus précieux.

Après avoir décrit la structure de l'œil, nous étudierons les aspects essentiels de son fonctionnement.

A - ANATOMIE DE L'ŒIL

L'œil est situé dans une cavité osseuse, l'orbite. Il se compose de deux parties bien distinctes :

— le globe oculaire ;

— les organes annexes : paupières, cils, glandes diverses, muscles.

Nous observerons d'abord un œil de Bœuf, puis nous indiquerons les caractères particuliers de l'œil humain.

Observation d'un œil de Bœuf

Un œil de Bœuf frais, extirpé de l'orbite par le boucher sans précautions particulières, possède encore des organes annexes plus ou moins bien conservés : paupières avec cils, coussinet graisseux le séparant de l'os, muscles. La photographie de la figure 1 a été réalisée sur un œil prélevé avec soin.

On distingue nettement sur le globe oculaire une partie blanche, la **sclérotique,** et une partie bleutée : la **cornée transparente.** Le **nerf optique** a été sectionné à une faible distance de sa sortie du globe oculaire. Nous voyons qu'il existe **6 muscles :** quatre muscles droits, deux muscles obliques, le petit et le grand oblique. De plus il existe un muscle conique qui entoure le nerf optique : c'est le muscle rétracteur de l'œil, muscle propre aux Ruminants. Il n'a pas été conservé sur l'œil de la figure 1.

Orientation de l'œil. Placer d'abord le nerf optique vers le bas, puis regarder le globe oculaire de face : la cornée transparente a la forme d'un ovale irrégulier, avec une grande et une petite courbure, dont le grand axe est horizontal. La petite courbure est toujours située du côté externe, ce qui permet de préciser s'il s'agit d'un œil droit ou d'un œil gauche.

Rôle des muscles. Les muscles droits permettent l'orientation du globe oculaire vers la droite, la gauche, le haut, le bas. Il est bien évident que le muscle droit interne de l'œil gauche, par exemple, doit se contracter en même temps que le muscle droit externe de l'œil droit pour orienter simultanément les deux globes oculaires vers la droite. Les muscles obliques font pivoter l'œil autour de son axe antéro-postérieur : le grand oblique fait tourner l'œil droit dans le sens des aiguilles d'une montre, et l'œil gauche dans le sens opposé. Le petit oblique fait tourner les yeux en sens inverse. Tous ces muscles ont donc un fonctionnement coordonné. Ils sont commandés par des nerfs crâniens.

Dissection du globe oculaire

On débarrasse le globe oculaire des muscles et de la graisse. Le nerf optique est conservé. Le globe oculaire du Bœuf n'est pas sphérique, mais légèrement aplati dans le sens antéro-postérieur. La sclérotique constitue toute la partie externe de l'œil. En avant, elle devient transparente et donne la cornée, plus bombée que le reste du globe oculaire. En arrière, la sclérotique enveloppe le nerf optique. En grattant doucement la surface de la cornée, on détache une mince pellicule qui était parfaitement transparente : la **conjonctive.**

A travers la cornée, l'iris est visible ; c'est une membrane de couleur sombre percée d'une fente allongée horizontalement : la pupille.

Pour ouvrir le globe oculaire, on le serre entre le pouce et l'index de la main gauche, de façon à bien tendre la sclérotique. Avec la pointe du scalpel, on pratique une incision à mi-chemin entre la face antérieure et la face postérieure. Par cette boutonnière, on introduit la branche arrondie à son extrémité d'une paire de ciseaux assez forts (la sclérotique est résistante), et l'on découpe le globe oculaire en deux calottes : une calotte antérieure, avec la cornée, une calotte postérieure, avec le nerf optique (fig. 2). Une gelée transparente, l'**humeur vitrée,** se partage entre les deux calottes.

Cl. Vallin

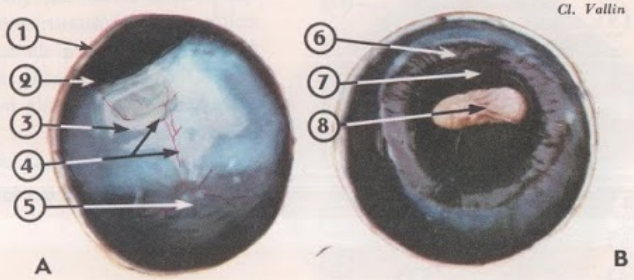
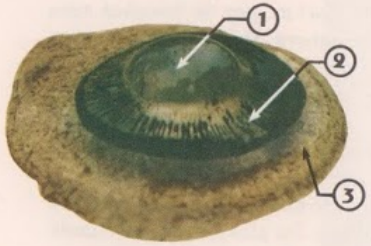


FIG. 2. - *Œil de Bœuf. Globe oculaire ouvert. A. Cupule postérieure. B. Cupule antérieure. 1. Sclérotique. 2. Choroïde. 3. Rétine. 4. Vaisseaux rétiniens. 5. Point aveugle. 6. Zone ciliaire. 7. Iris. 8. Pupille. La zone bleu-vert de la choroïde est vue par transparence, à travers la rétine.*



Cl. Vallin

FIG. 3. - *Humeur vitrée et cristallin.* 1. *Cristallin.* 2. *Trace des procès ciliaires.* 3. *Humeur vitrée.*

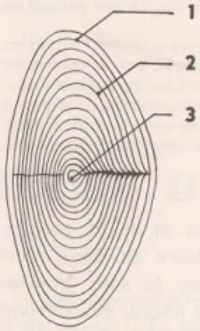
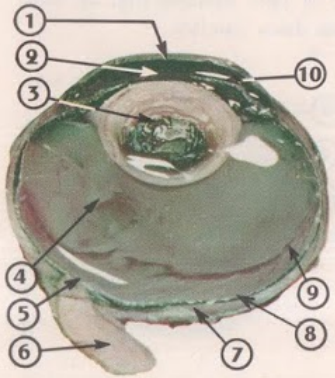


FIG. 4. - *Cristallin, coupe schématique.* 1. *Capsule.* 2. *Lamelles fibreuses.* 3. *Noyau.*

FIG. 5. - *Œil de Bœuf, coupe horizontale du globe oculaire.* 1. *Cornée.* 2. *Chambre antérieure (humeur aqueuse).* 3. *Cristallin.* 4. *Humeur vitrée.* 5. *Point aveugle.* 6. *Nerf optique.* 7. *Sclérotique.* 8. *Choroïde.* 9. *Rétine.* 10. *Iris.*

Cl. Vallin



Étudions d'abord la calotte postérieure. Nous voyons (fig. 2 A) que la paroi du globe oculaire est formée de trois membranes, qui sont, de l'extérieur vers l'intérieur :

— **La sclérotique,** membrane dure et relativement épaisse, de couleur blanche ;

— **La choroïde** plus fine, noirâtre, mais présentant une large zone colorée en bleu-vert : le tapis. La choroïde se détache sans peine de la sclérotique ;

— **La rétine,** membrane mince, jaune pâle, parcourue par des vaisseaux sanguins qui se ramifient à partir d'une petite tache claire circulaire, **le point aveugle,** qui correspond au départ du nerf optique. La rétine se décolle facilement de la choroïde, mais reste fixée à la paroi du globe oculaire au niveau du point aveugle.

Dans la calotte antérieure (fig. 2 B), nous retrouvons les trois membranes décrites ci-dessus. Retirons l'humeur vitrée demeurée dans la calotte antérieure et **le cristallin** (fig. 3) ; ce dernier était maintenu en place par des fibres formant le ligament suspenseur. Détachons-le de l'humeur vitrée. Il a la forme d'une lentille biconvexe dont la face postérieure est plus bombée que la face antérieure.

Si l'œil est très frais, le cristallin est parfaitement limpide, souple et élastique. Une coupe antéro-postérieure (fig. 4) nous permet de constater que le centre est beaucoup plus dur que la périphérie ; cette dernière peut être dissociée en écailles correspondant à des couches de tissu transparent et élastique.

Après l'extraction du cristallin, **l'iris,** avec la **pupille,** de forme elliptique, est visible. Dans l'iris, on a mis en évidence des fibres musculaires rayonnantes et des fibres musculaires circulaires.

A la périphérie de l'iris se trouve un bourrelet, la **zone ciliaire** (fig. 2 B), qui le relie à la choroïde. De la zone ciliaire, partent des replis rayonnants, **les procès ciliaires,** qui demeurent parfois en partie collés sur l'humeur vitrée adhérant au cristallin quand on le retire de la calotte antérieure (fig. 4).

A travers la pupille, on observe la **cornée transparente,** qui se révèle très dure quand on essaie de la couper.

Observez la figure 5. On voit que l'iris divise l'intérieur du globe oculaire en deux chambres :

— **La chambre postérieure,** qui contient l'humeur vitrée ;

— **La chambre antérieure,** entre l'iris et la cornée, où se trouve l'**humeur aqueuse,** qu'il est difficile d'observer au cours de la dissection telle que nous l'avons pratiquée.

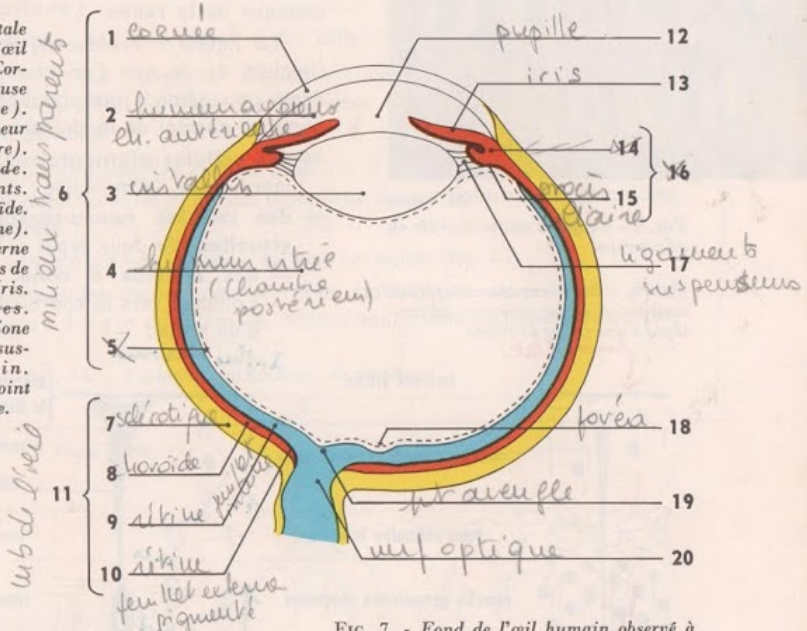
En résumé, le globe oculaire se compose :

— **de milieux transparents,** humeur aqueuse, cristallin, humeur vitrée ;

— **de membranes** (sclérotique, choroïde, rétine).

L'œil humain La structure fondamentale du globe oculaire humain est la même que celle du globe oculaire du Bœuf : tous les yeux de Mammifères présentent le même plan d'organisation. Nous ne mentionnerons donc que les différences les plus apparentes : forme sphérique du globe oculaire, cornée arrondie, pupille circulaire, choroïde entièrement noire.

FIG. 6. - *Coupe horizontale semi-schématique de l'œil humain (œil droit).* 1. *Cornée.* 2. *Humeur aqueuse (chambre antérieure).* 3. *Cristallin.* 4. *Humeur vitrée (chambre postérieure).* ~~5. *Membrane hyaloïde.*~~ 6. *Milieux transparents.* 7. *Sclérotique.* 8. *Choroïde.* 9. *Rétine (feuillet interne).* 10. *Rétine (feuillet externe pigmenté).* 11. *Membranes de l'œil.* 12. *Pupille.* 13. *Iris.* 14. ~~*Muscles ciliaires.*~~ 15. *Procès ciliaires.* 16. *Zone ciliaire.* 17. *Ligaments suspenseurs du cristallin.* 18. *Tache jaune.* 19. *Point aveugle.* 20. *Nerf optique.*

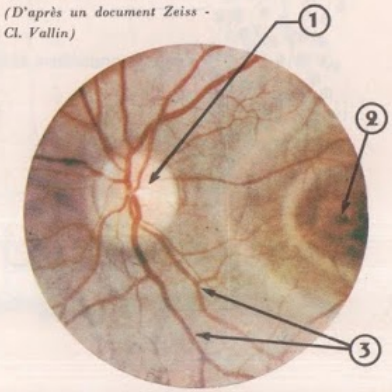


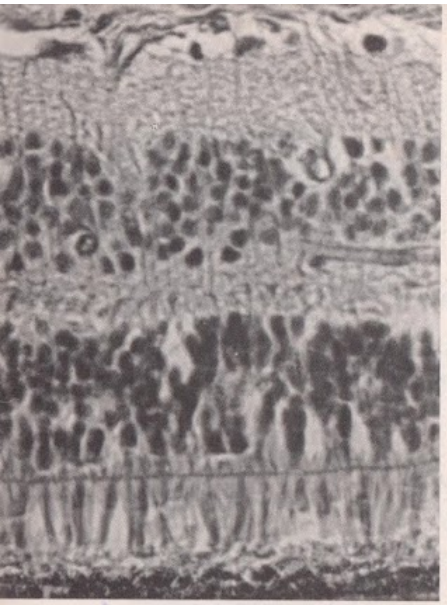
La figure 6 représente une coupe semi-schématique horizontale du globe oculaire de l'œil droit. Elle met en évidence les rapports entre les différentes parties. La rétine est, en apparence, l'épanouissement du nerf optique. Seule l'étude microscopique nous permettra de comprendre les relations qui existent entre ces deux parties de l'œil.

La rétine (épaisseur 0,5 mm) présente une petite dépression, la **tache jaune** (fig. 7), qui a environ 3 mm de large sur 1,5 mm de

FIG. 7. - *Fond de l'œil humain observé à l'ophtalmoscope.* 1. *Point aveugle.* 2. *Tache jaune.* 3. *Vaisseaux rétiniens.*

(D'après un document Zeiss - Cl. Vallin)





Cl. Noailles

FIG. 8. - *Coupe de rétine observée au microscope.*

haut. Elle occupe exactement le pôle postérieur de l'œil, le pôle antérieur étant le centre de la cornée. Cette tache jaune n'est pas visible sur la rétine du Bœuf.

On remarquera, enfin, qu'une fine membrane, la **membrane hyaloïde,** entoure l'humeur vitrée.

Structure microscopique de la rétine

La structure microscopique de la rétine s'observe sur des coupes colorées du commerce (fig. 8). Il est bien évident que l'examen d'une telle coupe ne permet pas, à lui seul, de découvrir l'organisation microscopique de la rétine.

La figure 9 représente, à gauche, un croquis simplifié de ce que l'on observe au microscope, à droite un schéma d'interprétation. La rétine comprend donc, en partant de la choroïde :

- **des cellules pigmentaires,** contenant une substance noire, la mélanine ;
- **des cellules neuro-sensorielles,** ou **cellules visuelles,** de deux types :
  - — **des cellules à cône,** dont le cytoplasme s'allonge vers la choroïde en prenant la forme d'un cône ;
  - — **des cellules à bâtonnet,** dont le cytoplasme envoie vers la choroïde un prolongement ayant la forme d'un bâtonnet ; les bâtonnets contiennent un pigment rouge, **le pourpre rétinien.**

L'autre extrémité de ces deux types de cellules prend nettement l'aspect d'une ramification de cellule nerveuse avec arborisation terminale, d'où le nom de **cellules neuro-sensorielles** donné aux cellules à cône et à bâtonnet. On évalue à 110 millions le nombre des cellules à bâtonnet, et à 6 millions celui des cellules à cône.

- **des neurones d'association bipolaires** mettant en relation les cellules à cône et à bâtonnet avec les neurones multipolaires ;
- **des neurones multipolaires,** dont les dendrites sont en relation avec les axones des neurones bipolaires, **et dont les cylindraxes,** se repliant le long de la rétine, **forment le nerf optique ;**
- — **des cellules de soutien,** que l'on assimile à des cellules de la névroglie.

La rétine possède donc des neurones. L'étude embryologique montre qu'elle se forme à partir de l'ébauche encéphalique. Elle doit donc être considérée comme une dépendance du système nerveux.

Remarque. — Avant d'atteindre les cellules à cône et à bâtonnet, la lumière doit traverser les neurones multipolaires et les neurones bipolaires. Le protoplasme de ces cellules est parfaitement transparent.

La structure de la rétine n'est pas la même en tous les points (fig. 10) :

— **Au point aveugle,** tous les axones des neurones multipolaires se rejoignent pour former le nerf optique ; il n'y a donc pas de cellules neuro-sensorielles à cet endroit ;

FIG. 9. - *Représentation simplifiée, analyse et interprétation schématique d'une coupe de rétine.*

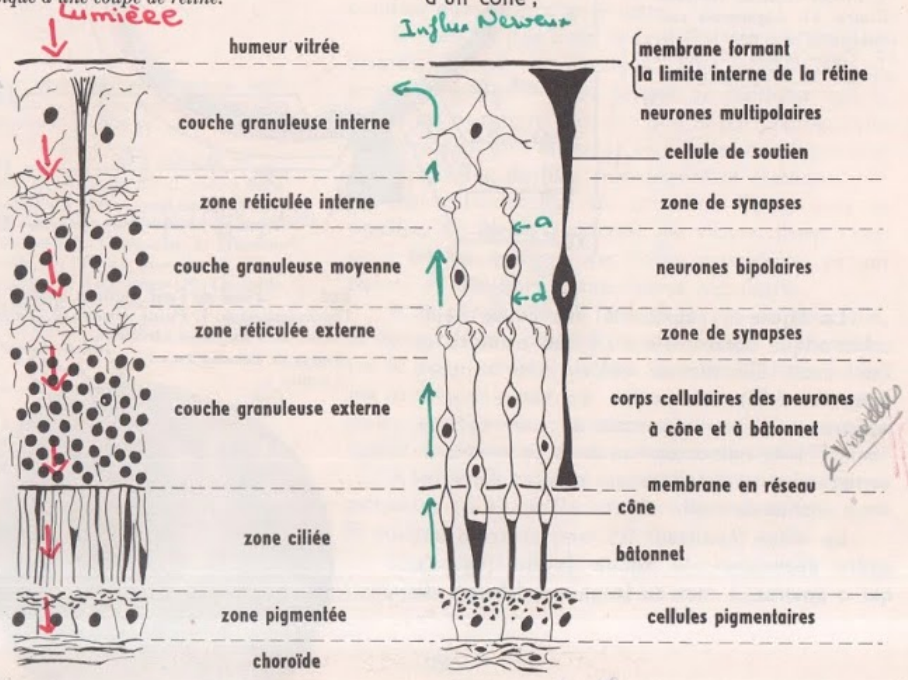
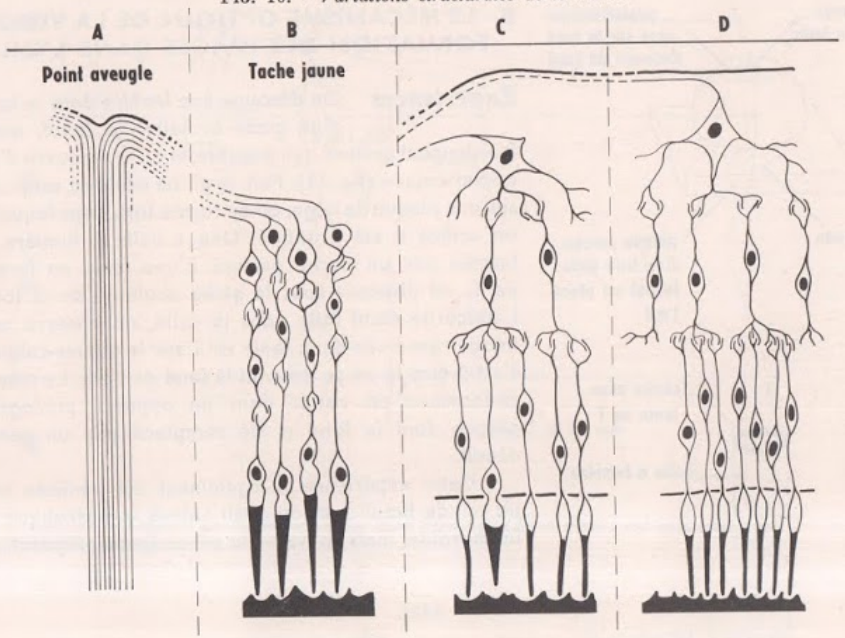


FIG. 10. - *Variations structurales de la rétine.*



— **Au niveau de la tache jaune, on n'observe que des cellules à cône.** Chaque cellule à cône est reliée à un seul neurone bipolaire, et chacun de ces derniers à un seul neurone multipolaire. L'articulation peut se schématiser ainsi :

une cellule à cône ⟶ un neurone bipolaire ⟶ un neurone multipolaire

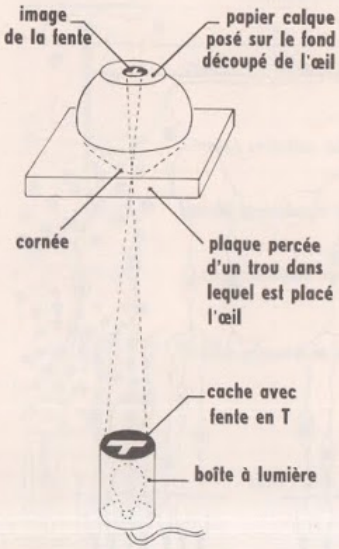
Une fibre du nerf optique correspondant à la tache jaune transporte donc l'influx nerveux issu d'une seule cellule à cône. Sur la faible surface de la tache jaune, il y aurait 25 000 cônes. A ce niveau, les cellules neuro-sensorielles sont plus serrées que dans les autres parties de la rétine.

— **En dehors de la tache jaune, on trouve un mélange de cônes et de bâtonnets,** avec une proportion d'autant plus grande de bâtonnets qu'on s'éloigne de la tache jaune. A la périphérie de la rétine, il n'y a plus que des bâtonnets. D'autre part, plusieurs cellules à cône ou à bâtonnet sont en liaison avec un seul neurone bipolaire, et plusieurs neurones bipolaires avec un seul neurone multipolaire (fig. 10, C et D). Ainsi, dans une fibre du nerf optique correspondant à une région périphérique de la rétine, chemine l'influx nerveux provenant de plusieurs centaines de cellules visuelles.

En conclusion, la rétine est une membrane présentant une structure microscopique nerveuse avec trois types de cellules : des cellules neuro-sensorielles ou cellules visuelles, qui, nous le verrons, sont sensibles à l'excitant lumineux, des cellules d'association, les neurones bipolaires, des cellules chargées de la transmission des influx jusqu'à l'encéphale, les neurones multipolaires, dont les axones constituent le nerf optique.

La partie située sur l'axe optique (tache jaune) possède une organisation plus fine que la périphérie.

FIG. 11. - *Mise en évidence du fonctionnement optique de l'œil. Dispositif expérimental.*



B - LE MÉCANISME OPTIQUE DE LA VISION FORMATION DES IMAGES DANS L'ŒIL

Expériences On découpe une fenêtre dans le fond d'un globe oculaire de Bœuf, aussi fraîchement prélevé que possible, et on le recouvre d'un papier-calque (fig. 11). Puis le globe oculaire est placé sur une plaque de liège, ou de carton fort, dans laquelle un orifice a été pratiqué. Une « boîte à lumière », fermée par un cache perforé d'une fente en forme de T, est disposée sous le globe oculaire, assez loin. L'obscurité étant faite dans la salle, on observe une image renversée de la fente en T sur le papier-calque, c'est-à-dire là où se trouvait le fond de l'œil. Le même phénomène est visible dans un appareil photographique dont le fond a été remplacé par un verre dépoli.

Cette expérience a également été réalisée sur un œil de Bœuf dont on avait enlevé la sclérotique et la choroïde, mais conservé la rétine (cette préparation

est assez délicate à réaliser), et sur un œil de Lapin blanc, c'est-à-dire de Lapin albinos, dont la choroïde ne possède aucun pigment : le fond de l'œil est translucide et permet de voir l'image.

La conclusion de ces expériences est très importante : **il se forme sur la rétine une image renversée des objets,** plus petite que ceux-ci, évidemment.

Observations Fermons les yeux, puis ouvrons-les : **les objets éloignés sont vus distinctement aussitôt.** Au contraire, **les objets rapprochés paraissent flous pendant un temps très bref.**

On sait que l'image d'un objet situé à l'infini se forme dans le plan focal d'un système optique. Comme nous venons de voir qu'une image se forme réellement sur la rétine, nous devons admettre que le plan focal du système optique de l'œil coïncide avec la rétine, puisque l'objet situé à l'infini est vu nettement sans le moindre délai. Mais puisqu'un objet rapproché est vu distinctement, lui aussi, après un court délai, il est évident qu'il existe un mécanisme de mise au point des images sur la rétine. Il est donc nécessaire d'étudier l'œil d'un point de vue purement optique.

Caractéristiques optiques de l'œil humain L'ensemble des milieux transparents de l'œil humain équivaut à un système convergent ayant une distance focale de 15 mm et dont le centre optique serait situé à 7 mm en arrière de la cornée. Il est facile de calculer la convergence d'un tel système :

$$C = \frac{1}{f} = \frac{1}{0{,}015} = 66{,}6 \text{ dioptries}$$

OF = 15 mm

La figure 12 A montre la marche d'un rayon lumineux venant de l'infini. **La déviation la plus importante a lieu au niveau de la cornée,** très bombée, et qui sépare l'air

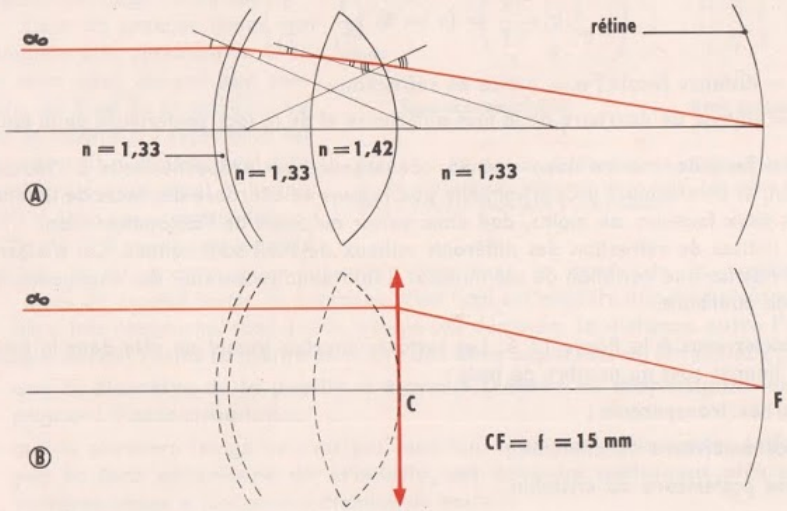


FIG. 12. - *Trajet d'un rayon lumineux dans l'œil réel* (A) *et dans l'œil assimilé à une lentille convergente* (B).

c'est la cornée qui donne le + long trajet

($n = 1$) d'un milieu où $n = 1{,}33$. **C'est donc la cornée qui joue le rôle le plus important dans la convergence de l'œil.**

Pour simplifier l'étude du mécanisme optique de la vision, on suppose que le système optique de l'œil est remplacé par une lentille unique, de même convergence, située à 7 mm en arrière de la cornée (fig. 12 B).

Remarquons que la tache jaune se trouvant sur l'axe optique de l'œil, exactement au foyer image, les images des objets situés à l'infini viendront se former sur elle. Mais que se passe-t-il pour un objet plus proche ?

Accommodation Quand un objet se déplace de l'infini vers une lentille, son image se déplace dans le même sens : elle se forme donc en arrière du plan focal, c'est-à-dire, dans le cas de l'œil, en arrière de la rétine, comme on le voit sur la figure 14 A, où l'on a construit l'image de l'objet *ab*. Sur la rétine, les rayons issus du point *b* ne donnent pas un point, mais une tache : l'image est floue. Cependant, nous voyons distinctement les objets rapprochés ; il faut donc que leur image se forme sur la rétine et qu'une mise au point s'effectue. C'est ce phénomène qui a reçu le nom d'**accommodation.** Il nous permet de voir distinctement les objets, qu'ils soient lointains ou proches.

Dans un appareil photographique, la mise au point est obtenue en augmentant la distance entre l'objectif et la pellicule, de façon que cette dernière se trouve en arrière du plan focal, là où se forme l'image des objets situés en-deçà de l'infini. Le globe oculaire étant rigide, un phénomène du même ordre ne peut exister. On est donc conduit à envisager une modification de la convergence du système optique de l'œil.

Raisonnons sur la lentille unique ayant même convergence que les différents éléments de l'œil. La convergence d'une lentille biconvexe est donnée par la formule :

$$c = \frac{1}{f} = (n - 1)\left(\frac{1}{r_1} + \frac{1}{r_2}\right)$$

f = distance focale ; n = indice de réfraction ;

r_1 et r_2 = rayons de courbure de la face antérieure et de la face postérieure de la lentille.

Cette formule montre bien que la convergence est proportionnelle à l'indice de réfraction, et inversement proportionnelle aux rayons de courbure des faces de la lentille. L'un des deux facteurs, au moins, doit donc varier au cours de l'accommodation.

Les indices de réfraction des différents milieux de l'œil sont connus. On n'a jamais mis en évidence une variation de ces milieux. Il faut donc rechercher des changements de rayons de courbure.

Reportez-vous à la figure 12 A. Les surfaces courbes jouant un rôle dans la formation des images sont au nombre de trois :

— la cornée transparente ;

— la face antérieure du cristallin ;

— la face postérieure du cristallin.

La cornée est rigide et son rayon de courbure ne se modifie pas au cours de l'accommodation. Il reste donc à étudier le comportement du cristallin.

Mécanisme de l'accommodation **Observation.** La cataracte est une maladie du cristallin qui frappe surtout les personnes âgées : le cristallin devient opaque, la vue baisse (d'où le nom de la maladie : « chute » de la vue). Pour rendre la vue au malade, il est nécessaire de pratiquer l'ablation du cristallin. Après cette opération, le sujet doit porter des verres convergents pour compenser la perte d'un élément du système optique de l'œil. Mais on constate qu'il n'accommode plus : le cristallin est donc bien l'organe de l'accommodation.

Expérience de Purkinje. Dans une pièce sombre, on place une bougie, latéralement, à un mètre de l'œil d'une personne qui, pendant toutes les expériences, ne déplacera pas la tête. Dans le cercle noir de la pupille, on observe trois images de la bougie (fig. 13). Elles sont données par la cornée (image 1), par la face antérieure du cristallin (image 2), et par la face postérieure du cristallin (image 3). La cornée et la face antérieure du cristallin jouent le rôle de miroirs convexes, et la face postérieure du cristallin le rôle d'un miroir concave, ce qui explique l'image renversée.

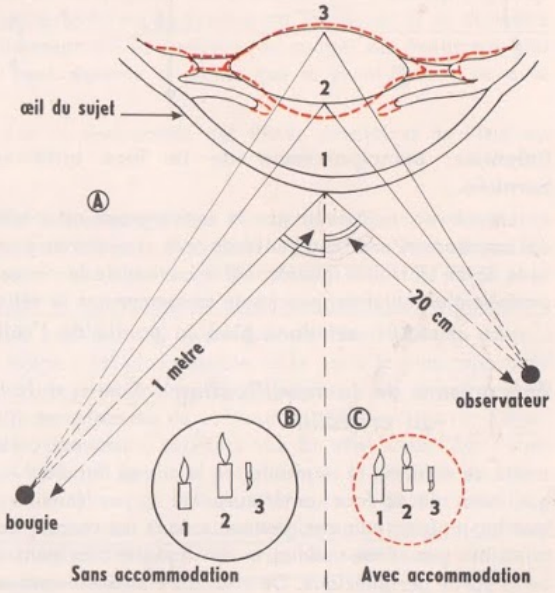


FIG. 13. - *Expérience de Purkinje. A. Schéma de l'expérience et des changements observés dans l'œil (en plan horizontal). B, C. Images vues par l'observateur.*

Dans un premier temps, on demande à la personne de fixer un objet aussi éloigné que possible, au fond de la pièce ou vu par la fenêtre si l'expérience est faite de nuit. Cet objet peut être considéré comme étant à l'infini. Il n'y a donc pas accommodation. La figure 13 B représente les trois images de la bougie qu'on observe alors dans le cercle de la pupille.

Dans un second temps, la personne, dont l'œil est toujours à la même place, regarde un objet très rapproché, sans que la bougie soit déplacée, **la distance entre l'œil et la bougie devant rester la même au cours des deux expériences.** On constate (fig. 13 C) :

— **que le diamètre de la pupille a diminué (réflexe de diaphragmation accompagnant l'accommodation) ;**

— que la première image ne s'est pas modifiée, mais que **la seconde, celle donnée par la face antérieure du cristallin, est devenue nettement plus petite ;** la troisième image a légèrement diminué de hauteur.

Ces modifications de taille des images 2 et 3 indiquent **qu'il se produit au cours de l'accommodation une diminution des rayons de courbure des faces cristal-**

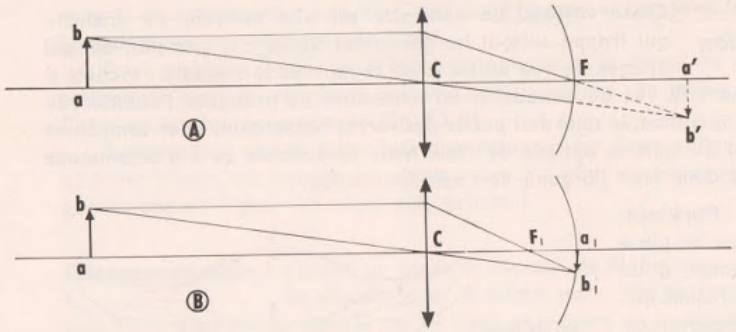


FIG. 14. - *Nécessité de l'accommodation dans la vision d'un objet rapproché* (ab). *La construction de l'image montre que si l'œil était au repos* (A) *la vision serait floue (image en arrière de la rétine). Quand l'œil accommode* (B), *le foyer se déplace de F en F_1, l'image se forme alors sur la rétine, la vision est nette.*

liniennes, principalement de la face antérieure qui devient nettement plus bombée.

Nous venons de voir que la convergence est inversement proportionnelle aux rayons de courbure d'une lentille biconvexe. La convergence du cristallin a donc augmenté, et le foyer se trouve maintenant en avant de la rétine, en F_1 (fig. 14 B), ce qui permet à l'image d'un objet rapproché de se former sur la rétine.

Le cristallin est donc bien la partie de l'œil qui permet l'accommodation.

Mécanisme de la modification du cristallin

Comment le cristallin peut-il se modifier ? Le mécanisme n'est pas connu avec précision. Une chose est certaine : la partie périphérique, plus molle, se déforme et se moule sur le noyau dur dont le rayon de courbure est plus faible que celui de la face antérieure au repos (environ 6 mm contre 10 mm). On pense que les muscles ciliaires, contenus dans les corps ciliaires, se contractent et tirent sur le cristallin par l'intermédiaire du ligament suspenseur, ce qui permet la déformation de la partie périphérique. De plus, les procès ciliaires, en se gonflant de sang, appuieraient sur l'humeur vitrée qui pousserait le cristallin en avant, complétant ainsi l'action des muscles ciliaires.

L'accommodation se produit automatiquement : c'est un phénomène réflexe dont le centre est situé dans l'encéphale au niveau des tubercules quadrijumeaux.

Rôle de la diaphragmation

Au cours de l'accommodation, nous l'avons vu, le diamètre de la pupille diminue : la **diaphragmation est plus importante qu'au repos.** Observez la figure 13 A et la figure 15. Si la

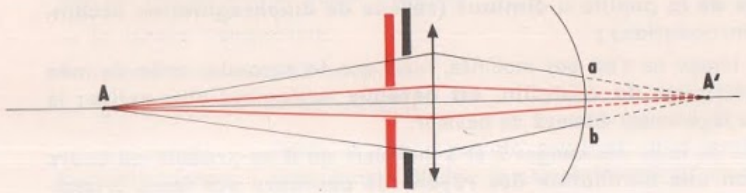


FIG. 15. - *Rôle de la diaphragmation dans la vision d'un objet rapproché (explications dans le texte).*

pupille restait aussi ouverte après la modification de la face antérieure du cristallin, les rayons lumineux marginaux rencontreraient une surface dont le rayon de courbure serait différent de celui de la surface centrale ; il en résulterait une déformation de l'image.

Au contraire, après rétrécissement de la pupille, le faisceau lumineux est plus étroit et ne rencontre que la portion du cristallin correspondant au rayon de courbure du noyau dur. La courbure de la surface frappée par la lumière est donc homogène.

D'autre part, la diaphragmation augmente la profondeur de champ (fig. 15). L'image du point A, point très rapproché, se forme en arrière de la rétine. Si le diamètre de la pupille diminue, le faisceau lumineux qui la traverse (en rouge) est beaucoup plus petit et la tache *ab* sur la rétine peut devenir si petite, que le point A sera vu avec une netteté suffisante.

La diaphragmation, produite par la contraction des fibres circulaires de l'iris, est également un phénomène réflexe.

Les limites de l'accommodation

On admet actuellement que l'accommodation ne commence qu'en-deçà de 6 mètres (1) ; c'est le **punctum remotum.** Au-delà, l'objet peut être considéré comme étant à l'infini pour l'œil. Tous les objets situés à plus de 6 mètres seront donc vus sans accommodation.

Bien entendu, l'accommodation a une limite. Il existe une distance minimale en-deçà de laquelle la mise au point sur la rétine n'est plus possible, et le point le plus rapproché qui est vu nettement est appelé **punctum proximum.** Chez l'adulte, pour un œil normal (œil emmétrope), cette distance est d'une quinzaine de centimètres. Elle varie avec l'âge : 8 cm à dix ans, 25 cm à quarante ans, un mètre à soixante ans. En effet, avec l'âge l'élasticité du cristallin s'atténue progressivement et la partie périphérique se déforme de moins en moins ; il en résulte que le rayon de courbure de la face antérieure ne peut se modifier : c'est la **presbytie.** Le presbyte doit porter des verres convergents pour voir nettement les objets rapprochés. La presbytie n'est pas, à proprement parler, une anomalie de la vue : c'est une manifestation du vieillissement de l'œil.

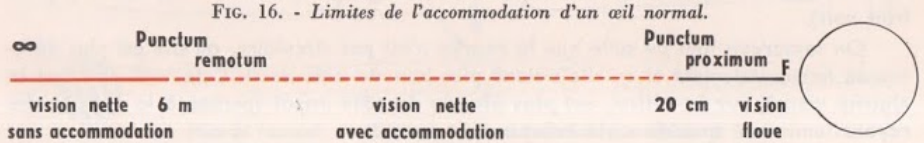
Les anomalies de la vision

La myopie. L'œil myope ne voit pas distinctement les objets éloignés. La distance minimale de vision distincte est plus faible que celle d'un œil normal. Pour les objets éloignés, les images se forment en avant de la rétine, l'œil étant trop long ou le système optique trop convergent. On corrige la myopie par l'emploi de verres divergents qui replacent les images sur la rétine.

L'hypermétropie. L'œil hypermétrope ne voit pas nettement les objets rapprochés, car sa distance minimale de vision distincte est plus grande que celle d'un œil normal. Les objets éloignés sont vus nettement mais avec accommodation ; sans accommodation, l'image se formerait en arrière de la rétine, l'œil étant trop plat ou le système optique insuffisamment convergent. On corrige cette anomalie par l'emploi de verres convergents.

(1) On parlait, naguère, de 60 mètres.

FIG. 16. - *Limites de l'accommodation d'un œil normal.*



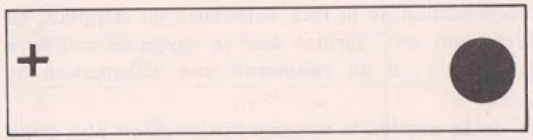
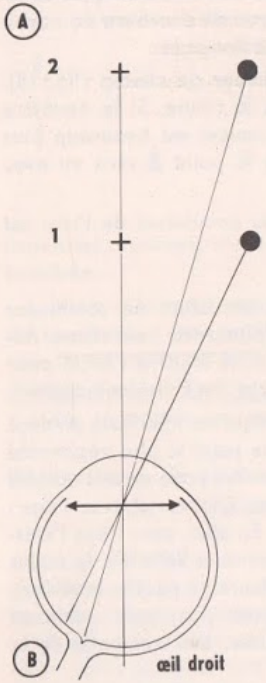


FIG. 17. - *Expérience de Mariotte (explications dans le texte).*



C - PHYSIOLOGIE DE LA RÉTINE

Vision d'objets situés dans différentes directions

Expérience de Mariotte. Nous savons que la surface rétinienne n'est pas homogène. Les cellules sensorielles ne sont pas réparties uniformément ; une zone circulaire, le point aveugle, en est même totalement dépourvu. On met en évidence le point aveugle par l'expérience de Mariotte. Fermez l'œil gauche et fixez la croix de la figure 17 A avec l'œil droit en plaçant la page à la distance minimale de vision distincte, puis éloignez le livre, toujours en fixant la croix. Pour une certaine position, le disque noir semble s'effacer : la surface paraît uniformément blanche.

L'explication est donnée par la figure 17 B. A la distance minimale de vision distincte (position 1), l'image du disque noir vient se former sur une zone de la rétine possédant des cellules sensorielles. Mais pour une distance donnée (position 2), l'image du disque noir se forme sur le point aveugle, dépourvu de cellules sensorielles, d'où la disparition apparente du disque noir.

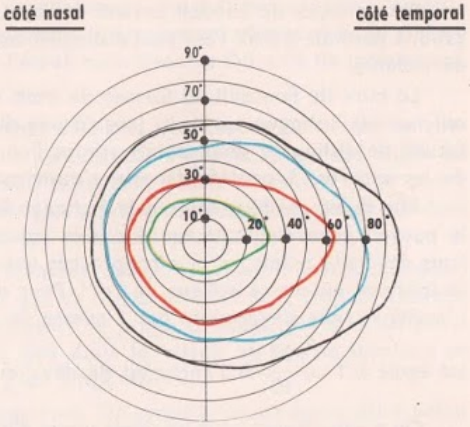
Dans la vie courante, l'existence du point aveugle n'est pas gênante en raison de la très grande mobilité du globe oculaire. De plus, le cerveau « rétablit » la continuité de la surface : si le disque noir se trouve sur du papier bleu, par exemple, toute la surface est vue en bleu dans la position 2, quand le disque disparaît.

Champ visuel

Traçons une petite croix sur un tableau noir. Une personne, assez proche du tableau, fixe cette croix avec l'œil droit, l'œil gauche étant fermé. Une autre déplace sur le tableau un disque blanc fixé à l'extrémité d'une baguette, par exemple vers la droite en partant de la croix. A partir d'une certaine distance, le disque n'est plus vu ; on dit qu'il est sorti du champ visuel. On recommence la même opération dans différentes directions en notant à chaque fois sur le tableau le point à partir duquel le disque devient invisible. Puis on relie les différents points entre eux. **On obtient ainsi une courbe qui donne une représentation graphique du champ visuel** (fig. 18, trait noir).

On remarque tout de suite que la courbe n'est pas circulaire, qu'elle est plus développée horizontalement et qu'elle s'étend plus loin du côté droit. Cela veut dire que **le champ visuel, sur la rétine, est plus étendu du côté nasal** (pensez à la marche des rayons lumineux) **que du côté temporal.**

FIG. 18. - *Limites du champ visuel de l'œil droit pour le vert, le rouge, le bleu et le blanc.*



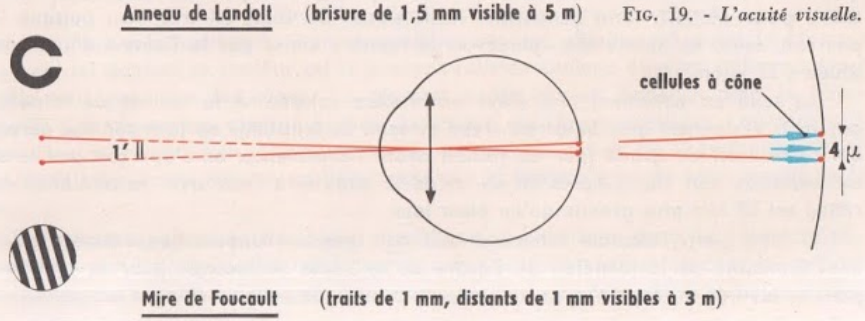
Le disque blanc peut être remplacé par un disque bleu, rouge ou vert. On obtient alors une représentation graphique du champ visuel pour ces différentes couleurs : il est nettement plus réduit que pour le blanc (fig. 18). L'œil fixant la croix blanche, l'image de cette dernière vient se former sur la tache jaune (fovea). Quand le disque s'éloigne de la croix, l'image rétinienne s'éloigne de la tache jaune. On peut conclure de ces expériences que **la partie centrale de la rétine est plus sensible aux couleurs que la partie périphérique.** La vision centrale nous donne donc des informations plus nombreuses et plus fines que la vision périphérique. Or, nous avons vu que la proportion de cônes est plus grande dans la région centrale, la périphérie possédant surtout des bâtonnets. Retenons cette observation : elle nous sera utile quand nous étudierons la vision des couleurs.

Le globe oculaire étant très mobile, grâce aux muscles qui sont fixés sur lui, l'œil explore constamment l'espace. Quelle est l'utilité de la vision périphérique, très médiocre par rapport à la vision centrale ? Elle nous renseigne, par exemple, sur l'apparition d'obstacles se présentant latéralement : le conducteur d'une automobile regarde droit devant lui, mais, grâce à la vision périphérique, son attention est attirée par les objets se déplaçant à droite ou à gauche.

L'acuité visuelle

Pour apprécier rapidement l'acuité visuelle, les oculistes utilisent un tableau portant des lettres imprimées de différentes tailles. Mais les mesures précises s'effectuent à l'aide des **anneaux brisés de Landolt** (fig. 19) ou de la **mire de Foucault** (fig. 19).

FIG. 19. - *L'acuité visuelle.*



Les anneaux de Landolt portent des brisures plus ou moins larges. L'acuité visuelle est dite normale quand l'œil peut distinguer une brisure de 1,5 mm de largeur à 5 mètres de distance.

La mire de Foucault est formée de traits de 1 mm de largeur distants de 1 mm. Un œil normal distingue ces traits jusqu'à une distance de 3 mètres. L'acuité visuelle est la faculté de distinguer deux points voisins l'un de l'autre, de ne pas les confondre, donc de les séparer. **L'acuité visuelle s'exprime par le pouvoir séparateur de l'œil.**

Afin de ne pas faire intervenir à chaque fois la distance entre l'œil et les deux points, le pouvoir séparateur est donné par la valeur de l'angle que forment les deux rayons issus des deux points les plus rapprochés que l'œil puisse séparer, le sommet de l'angle se trouvant au centre optique de l'œil. Pour un œil normal, cet angle vaut une minute. L'acuité visuelle s'exprimant par l'inverse de cet angle, l'acuité visuelle de l'œil normal est égale à 1 ou $\frac{10}{10}$. Si l'angle est de deux minutes, l'acuité visuelle sera de 1/2 ou $\frac{5}{10}$.

On a calculé que pour un angle visuel d'une minute, les images de deux points sur la rétine sont séparés par une distance de 4 microns. Le diamètre d'un cône étant de 2 microns, et au niveau de la fovea les cônes étant serrés les uns contre les autres, les rayons lumineux tombent sur deux cônes séparés par un troisième. **On pense donc que deux points ne sont vus distincts l'un de l'autre que si les rayons tombent sur deux cônes non contigus.**

L'acuité visuelle diminue progressivement en vision latérale au fur et à mesure que l'image rétinienne s'éloigne de la fovea. Cela s'explique par la structure de la rétine. Quand on s'éloigne de la fovea, les cellules sensorielles sont plus éloignées les unes des autres. De plus, hors de la fovea un seul neurone multipolaire recueille les influx émanant de nombreuses cellules sensorielles. Tous ces influx sont donc transmis au cerveau par une seule fibre du nerf optique.

Sensibilité visuelle

L'œil n'est sensible qu'aux radiations électromagnétiques comprises entre 0,380 μ (lumière violette) et 0,750 μ (lumière rouge). La sensibilité visuelle n'est pas la même pour la lumière blanche et pour les différentes longueurs d'onde. Les expériences sur la sensibilité visuelle doivent être effectuées sur une personne placée à l'obscurité depuis au moins une heure, nous verrons bientôt pourquoi. **Il existe un seuil d'excitation : c'est la plus petite quantité de lumière nécessaire pour obtenir une sensation lumineuse.** Ce seuil est très bas, puisque l'œil pourrait, selon les spécialistes, percevoir la lumière émise par la flamme d'une bougie située à 27 kilomètres.

Le seuil est nettement plus élevé en lumière colorée. A la tombée de la nuit, les paysages deviennent gris. Si la recherche du seuil de sensibilité est faite sur une personne qui se trouvait au grand jour un instant avant l'expérience, on s'aperçoit que le seuil est beaucoup plus élevé. Après un séjour de 10 minutes à l'obscurité, la sensibilité de la rétine est 25 fois plus grande qu'en plein jour.

D'autre part, l'excitant lumineux doit agir pendant une certaine durée, variable avec l'intensité de la lumière ; de l'ordre du millième de seconde pour la lumière du jour, ce seuil de durée tombe au millionième de seconde pour un éclair d'orage.

Une sensation lumineuse, si brève soit l'excitation qui lui a donné naissance, persiste pendant 1/50 à 1/25 de seconde. Cette persistance lumineuse est utilisée dans le cinéma où des images se succédant rapidement sur l'écran nous donnent l'illusion du mouvement.

Vision diurne, vision crépusculaire

Comme nous l'avons déjà dit, à la tombée de la nuit les couleurs ne sont plus perçues, alors que la forme des objets est encore visible, mais cependant moins nettement qu'en pleine lumière. Dans la vision crépusculaire, l'œil est plus sensible aux radiations bleues que dans la vision diurne, d'où la couleur gris bleuté que prennent les objets.

L'examen microscopique de rétines d'animaux nocturnes (Chauve-souris, Chouette) montre qu'elles possèdent plus de bâtonnets que de cônes. Au contraire, chez les Oiseaux diurnes, en particulier chez les Oiseaux chasseurs de proies colorées, la rétine est beaucoup plus riche en cônes. **On pense donc que dans la vision en pleine lumière ce sont les cônes qui jouent le rôle le plus important.**

L'expérience suivante confirme cette hypothèse. On projette sur un écran deux points lumineux proches l'un de l'autre, de même brillance, celle-ci étant faible. Fixons l'un des points : il paraît moins brillant que l'autre. Si nous fixons ce dernier, c'est le premier qui, maintenant, paraît plus brillant. Or, l'image du point fixé se forme sur la fovea, qui ne possède que des cônes, et l'image du point non fixé se forme en dehors de la fovea sur une partie de la rétine possédant des bâtonnets. Nous devons en conclure que la sensibilité des bâtonnets à la lumière blanche est plus grande que celle des cônes.

Les cônes interviennent donc dans la vision diurne (acuité plus grande au niveau de la fovea, vision des couleurs) et les bâtonnets dans la vision crépusculaire.

Notons enfin qu'en faible éclairement la pupille est largement ouverte, ce qui permet à la rétine de recevoir davantage de lumière et facilite la vision périphérique. Cette dilatation de la pupille, due à la contraction des fibres rayonnantes de l'iris, est un phénomène réflexe. Bien entendu, la finesse de l'image est moins grande qu'en pleine lumière, quand la diaphragmation est forte (voir p. 68 et 69).

Certaines personnes sont presque aveugles à la tombée de la nuit ; cette maladie, appelée héméralopie, a pour origine une déficience du fonctionnement des bâtonnets (voir ci-dessous).

Phénomènes chimiques rétiniens

Une Grenouille vivante est laissée pendant douze heures à l'obscurité ; on la sacrifie et on dissèque immédiatement l'œil. La rétine est étalée aussitôt. Elle a une couleur vermeille. Mais à la lumière du jour, en quelques minutes, elle devient jaune. Le pigment rouge qui lui donnait sa couleur est le pourpre rétinien contenu dans les bâtonnets (voir p. 63), mais pas dans les cônes. Ce pigment a été mis en évidence dans la rétine humaine. Chimiquement, c'est un protide du groupe des chromoprotéides. La vitamine A entre dans sa composition. L'avitaminose A est une des causes de l'héméralopie (voir plus haut). Le pourpre rétinien est décomposé par la lumière, comme nous venons de le voir.

La lumière provoque donc une modification chimique dans la rétine, modification qui est à l'origine des influx nerveux qui prennent naissance dans les cellules sensorielles. En effet, les radiations lumineuses ne sont pas des excitants des neurones.

C'est par l'intermédiaire d'une réaction photochimique que la lumière excite les cellules neuro-sensorielles.

A l'obscurité, le pourpre rétinien se reconstitue ; c'est ce qui explique l'augmentation de la sensibilité rétinienne après un séjour dans un lieu obscur (voir p. 72).

L'expérience suivante met bien en évidence cette action de la lumière. On laisse un Lapin pendant plusieurs heures à l'obscurité, puis on le place devant une fenêtre vivement éclairée par le soleil. Le Lapin est sacrifié, le globe oculaire prélevé, immédiatement disséqué et plongé dans une solution d'alun à 4 % (fixateur du pourpre rétinien). Sur la rétine, on observe, en rouge, l'image des barreaux de la fenêtre : dans les parties éclairées, le pourpre rétinien a été détruit, mais l'ombre des barreaux a protégé le pourpre, qui n'a pas été décoloré ; d'où l'image en rouge.

Si la présence d'une substance photosensible est bien connue dans les bâtonnets, il n'en est pas de même pour les cônes : dans ces derniers aucun corps chimique comparable au pourpre rétinien n'a été mis en évidence avec certitude.

Vision des couleurs Un prisme décompose la lumière blanche en rouge, orangé, jaune, vert, bleu, indigo, violet. La longueur d'onde varie de 0,750 μ pour le rouge à 0,380 μ pour le violet. L'œil humain n'est pas sensible aux radiations plus longues que 0,750 μ (infrarouge) ou plus courtes que 0,380 μ (ultra-violet).

Nous avons vu que les cônes sont considérés comme responsables de la vision des couleurs. C'est en vision centrale que les couleurs sont perçues avec le plus de netteté. L'œil peut distinguer un nombre extraordinairement élevé de nuances : la Manufacture des Gobelins utilise 14 000 nuances de laine pour ses tapisseries ! Cependant, le mécanisme de la vision des couleurs est encore très mal connu.

L'une des plus anciennes théories est celle de Young qui, dès le début du XIXe siècle, bien avant que l'on connût la structure microscopique de la rétine, **supposait que l'œil possède trois sortes d'éléments,** les uns sensibles au rouge, les autres au bleu, les derniers au vert. En effet, il est possible à partir de trois couleurs fondamentales d'obtenir toutes les autres couleurs. Dans la technique de la trichromie, qui permet en imprimerie la reproduction des couleurs (fig. 20), on utilise le rouge, le bleu et le jaune.

Young expliquait par sa théorie une anomalie de la vision : le daltonisme. Dalton, physicien anglais contemporain de Young, ne distinguait pas le rouge du vert. Il étudia

Cl. Vallin

FIG. 20. - *Reproduction des couleurs à l'aide de trois couleurs fondamentales (trichromie) et du noir (d'où le nom de « quadrichromie » employé par les imprimeurs).*

cette anomalie sur lui-même, d'où le nom de daltonisme qui lui fut donné par la suite. Young pensait que les éléments sensibles au rouge étaient absents de la rétine des daltoniens. Mais ces derniers ont la notion du blanc, et il est impossible avec deux types d'éléments seulement d'obtenir le blanc. Il faut donc admettre, si l'on accepte l'hypothèse de Young, l'existence d'un quatrième type d'élément, sensible au blanc.

Quand la structure de la rétine, et en particulier de la fovea fut connue, on émit l'hypothèse qu'il existait **quatre sortes de cônes,** sensibles respectivement au rouge, au bleu, au jaune et au blanc ; un cône de cette dernière sorte, appelé cône mixte, serait entouré de trois cônes spécialisés. Ainsi est née **l'hypothèse des tétrades,** que l'on a essayé d'étayer par des expériences fort diverses.

Certains chercheurs pensent avoir réussi à extraire des cônes trois substances photosensibles, l'une absorbant surtout le rouge, l'autre le jaune, la troisième le bleu.

D'autres ont isolé les fibres nerveuses du nerf optique d'un Chat, fibre par fibre, en respectant soigneusement toutes les connexions avec la rétine. Certaines de ces fibres, celles qui viennent des neurones multipolaires de la fovea, transportent l'influx nerveux provenant d'un seul cône (voir p. 64). L'œil du Chat est alors éclairé par des lumières monochromatiques et l'on enregistre les potentiels d'action de chaque fibre grâce à un oscillographe cathodique. Sur certaines fibres, on recueille des potentiels d'action uniquement pour la lumière rouge ; sur d'autres uniquement pour la lumière bleue, sur d'autres, enfin, uniquement pour la lumière jaune. L'excitation initiale provenant d'un seul cône, il existerait donc trois sortes de cônes. Mais ces travaux, qui datent de 1941, n'ont pas reçu à ce jour une confirmation absolue.

D - ROLE DU NERF OPTIQUE ET DES CENTRES NERVEUX

Le message sensoriel Reprenons l'excitation au départ, c'est-à-dire au moment où la lumière arrive sur la rétine. Tout comme on a enregistré des électroneurogrammes, on peut, à l'aide de l'oscillographe cathodique, enregistrer des **électrorétinogrammes.** Chez l'Homme, on place un fil humide servant d'électrode sur la cornée, l'autre électrode étant placée sur la joue.

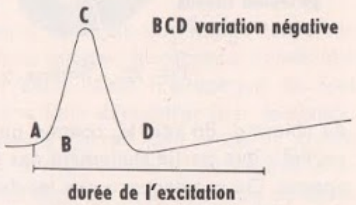


FIG. 21. - *Électrorétinogramme.*

L'électrorétinogramme de la figure 21 a été obtenu en éclairant la rétine par un éclair de lumière bleue. On enregistre une variation négative du potentiel : c'est le potentiel d'action. **Des variations de potentiel se produisent donc au niveau de la rétine quand elle est éclairée. Ce sont ces variations de potentiel qui se transmettent au nerf optique. Les influx qui cheminent dans ce nerf constituent le message sensoriel.**

Les nerfs optiques, formés par les axones des neurones multipolaires de la rétine, sont des nerfs purement sensitifs qui partent des globes oculaires et se rendent au cerveau. Sur la face inférieure de l'encéphale, les nerfs optiques semblent s'entrecroiser au niveau

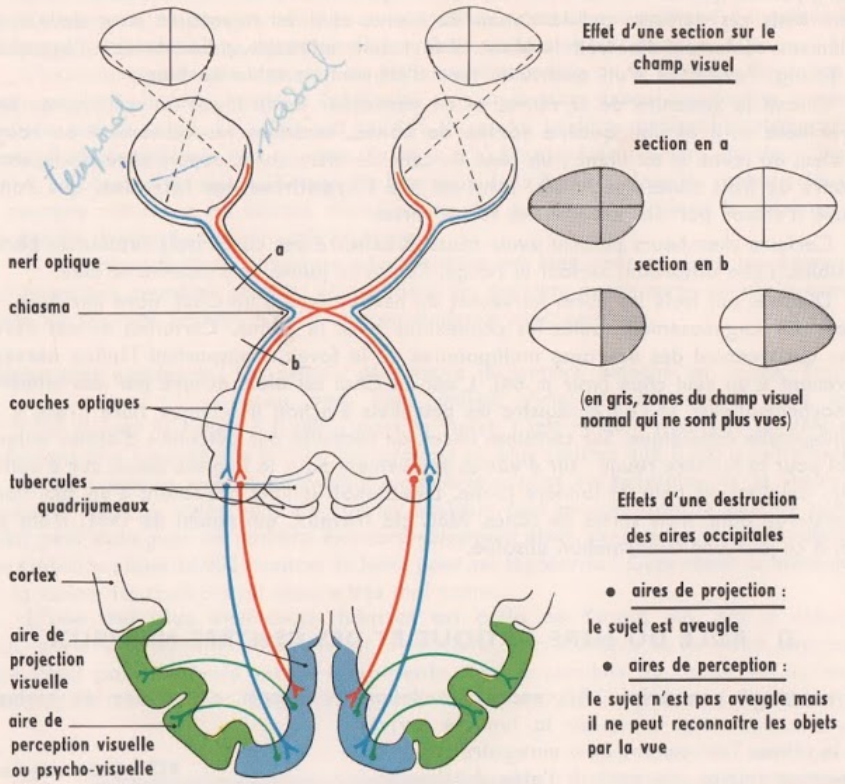


FIG. 22. - *Schéma des voies optiques et effets de diverses lésions.*

du chiasma. En réalité, comme on le voit sur la figure 22, cet entrecroisement n'est que partiel : une partie seulement des fibres partant d'un œil se rend à l'hémisphère cérébral opposé. On remarquera que les deux moitiés droites des deux rétines envoient leurs fibres dans l'hémisphère droit, et les deux moitiés gauches dans l'hémisphère gauche. Après le chiasma, les nerfs optiques se rendent aux couches optiques, où se trouvent les synapses avec les corps cellulaires des neurones qui aboutissent à l'aire de projection visuelle, aire située dans les lobes occipitaux des hémisphères cérébraux. Il existe aussi des relais synaptiques dans les tubercules quadrijumeaux antérieurs (relais non représentés sur la figure). Une section en *a* (fig. 22) entraîne donc la cécité totale pour l'œil gauche, et une section en *b* une cécité partielle dans les deux yeux.

L'influx nerveux prend naissance dans les 6 millions de cellules à cône et les 110 millions de cellules à bâtonnet. Il chemine dans les 500 000 fibres du nerf optique. La physiologie du nerf optique n'est pas différente de celle des autres nerfs : des ondes de dépolarisation se propagent le long des fibres du nerf, témoignant du passage d'influx nerveux qui constituent le message sensoriel. Là aussi, on a pu enregistrer des trains d'influx nerveux, dont la cadence est plus rapide au début de l'excitation.

Les centres visuels **La destruction du cortex des lobes occipitaux des hémisphères cérébraux entraîne une cécité totale,** bien que les yeux et les nerfs optiques soient intacts. En effet, les arborisations terminales des neurones dont les corps cellulaires se trouvent dans les couches optiques aboutissent dans la zone occipitale.

On a pu mettre en évidence qu'un point donné du cortex de cette zone correspond à un point précis de la rétine. **Il y a une véritable projection de la rétine sur une surface donnée, d'où le nom d'aire de projection donné à la zone représentée en bleu sur la figure 22.** Cette zone constitue le centre visuel proprement dit. La fovea y occupe une place privilégiée : alors qu'elle ne représente que 1/40 000 de la surface rétinienne, sa projection occupe la moitié de l'aire visuelle. Il ne faut pas oublier que les liaisons entre les différents éléments rétiniens sont beaucoup plus fines au niveau de la fovea.

Au niveau du centre visuel, les influx nerveux donnent naissance à des sensations : le sujet a conscience des excitations recueillies. On ignore tout du mécanisme de cette transformation. La destruction de la région du cortex située juste en avant de l'aire visuelle, région représentée en vert sur la figure 22, n'entraîne pas la cécité, mais le sujet n'a plus que des sensations élémentaires de lumière et d'ombre qu'il ne peut associer : la reconnaissance des objets est impossible. Cette zone, bien distincte de l'aire de projection, est appelée **aire de perception visuelle,** ou **aire psycho-visuelle.** L'étude histologique de l'aire psycho-visuelle révèle une grande richesse en fibres nerveuses d'association mettant en rapport des parties différentes du cortex.

Vision binoculaire Quand on regarde un objet, il se forme une image renversée dans chaque œil. De ces deux images, le cerveau donne une interprétation correcte et nous voyons un seul objet droit. Nous n'avons pas du tout conscience des images qui se forment sur la rétine : il a fallu démontrer leur existence. Le cerveau « projette » dans l'espace les renseignements qui lui sont transmis depuis la rétine. A partir de deux images plates renversées, il nous donne la perception d'un objet droit en relief. On pense que cette éducation se fait dans les premiers mois de la vie et exige la coopération de plusieurs centres sensitifs. En particulier, le tout petit enfant associe aux sensations visuelles les renseignements fournis par les sensations tactiles : il essaie de toucher tout ce qui l'environne, même les objets hors d'atteinte, la lune par exemple... Petit à petit, grâce à une éducation progressive, le cerveau de l'enfant pourra interpréter correctement les sensations qui s'élaborent dans l'aire de projection.

On peut mettre en évidence le travail cérébral qui conduit au fusionnement des images par l'expérience suivante. Placer une carte postale ou un carton sur le trait qui sépare le Poisson de la nasse sur la figure 23 ; poser le front et le nez sur le bord de la carte. Au début, l'œil gauche voit la nasse, l'œil droit le Poisson. Lentement, le Poisson pénètre dans

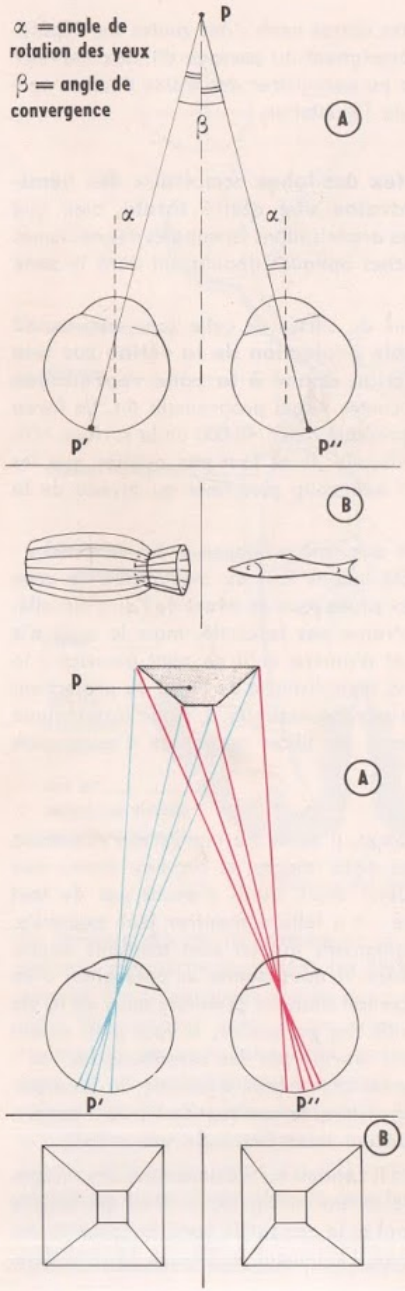


FIG. 23. - *Vision binoculaire et perception d'une image unique. A. Schéma montrant que les images P' et P'' du point P se font en des endroits correspondants du champ visuel. B. Illustration pour la mise en évidence du phénomène de superposition des champs visuels qui se correspondent (explications dans le texte).*

la nasse : les deux images différentes se superposent, preuve du travail qui s'effectue dans les centres visuels et psycho-visuels du cerveau, car chaque œil continue à voir des objets différents.

La vision binoculaire nous permet d'apprécier avec précision les petites distances. Fermez un œil et demandez à un de vos camarades de tenir un crayon verticalement sur la table. Essayez de poser l'extrémité de l'index sur le crayon en approchant la main latéralement. En général, l'extrémité de l'index passe en avant ou en arrière du crayon. Les deux yeux étant ouverts, vous touchez sans peine la pointe du crayon. Pour réaliser cette expérience il ne faut pas tenir le crayon soi-même : l'extension plus ou moins grande de l'avant-bras vous donnerait une idée assez précise de la distance.

La vision binoculaire nous donne la notion du relief. La figure 24 représente deux perspectives d'un même tronc de pyramide vu de deux points éloignés de six centimètres l'un de l'autre (c'est la distance moyenne entre les centres des deux cornées). Posez une carte postale sur le trait qui les sépare et appliquez le front et le nez sur le bord de la carte : les deux images se fusionnent et le tronc de pyramide apparaît nettement en relief. Comme on le voit en A sur les figures 23 et 24, il ne se forme pas exactement la même image dans les deux yeux. De cette différence naît la notion de relief. C'est le principe de la stéréoscopie, qui, à l'aide de deux dessins ou de deux photographies, donne l'impression du relief. L'étude des photographies aériennes se fait de cette façon.

FIG. 24. - *Vision binoculaire et notion de relief. A. Construction schématique montrant que les images P' et P'' du tronc de pyramide P sont légèrement différentes. B. Illustration permettant de montrer que la superposition de deux images différentes, formées dans des champs qui se correspondent, donne une sensation de relief (explications dans le texte).*

Illusions d'optique. Il faut parfois se méfier des renseignements donnés par la vue : c'est ce qu'on appelle les illusions d'optique. La figure 25 met en évidence quelques-unes de ces erreurs d'appréciation.

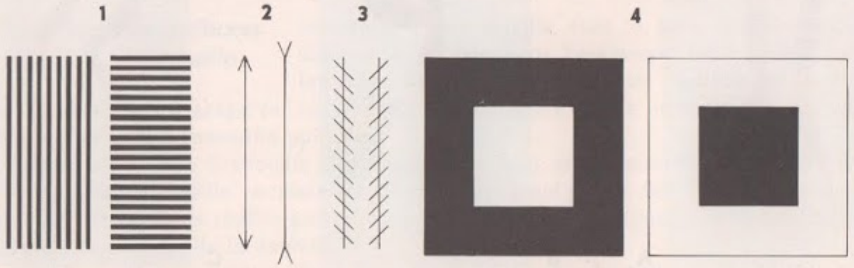


FIG. 25. - *Illusions d'optique. 1. Les deux rectangles ont la même largeur. 2. Les deux segments ont la même longueur. 3. Les deux droites sont parallèles. 4. Les surfaces des petits carrés sont identiques.*

CONCLUSION

Un organe sensoriel est sensible à certains phénomènes extérieurs. Dans le cas de l'œil, ce sont des vibrations électromagnétiques de faible longueur d'onde. Ces vibrations provoquent des modifications à l'intérieur même de l'organe : par exemple, le pourpre rétinien est décomposé (réaction photochimique). Il en résulte une excitation donnant naissance à un message sensoriel. Ce message est transmis jusqu'à une zone spécialisée de l'écorce cérébrale par des nerfs sensitifs. L'arrivée du message dans le cortex engendre une sensation.

Mais une sensation n'est jamais isolée, d'où la nécessité d'une interprétation conduisant à la perception, travail effectué par une zone psycho-sensorielle voisine de la zone sensorielle proprement dite.

C'est ainsi que nous parvenons à la connaissance du monde extérieur, connaissance imparfaite, puisque nos organes des sens ne nous permettent pas de détecter tous les phénomènes physiques qui nous environnent. Par exemple, ils ne nous donnent aucun renseignement sur les ondes électromagnétiques, en dehors de la bande étroite comprise entre 0,380 μ et 0,750 μ, aucun renseignement sur le champ magnétique, aucun sur les différences de potentiel, aucun sur la radio-activité.

Ils ont cependant été suffisants pour permettre à l'Homme de survivre, d'évoluer et de se répandre sur toute la surface de la Terre.

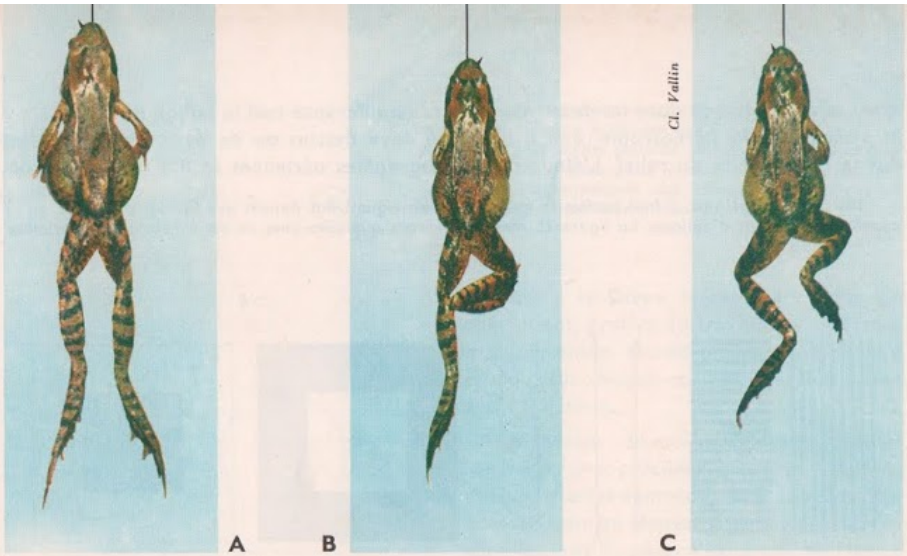


FIG. 1. - *Réflexes médullaires chez la Grenouille (explications dans le texte).*

RÔLE DU SYSTÈME NERVEUX DANS LE COMPORTEMENT MOTEUR D'UN ANIMAL

Dans le chapitre précédent nous avons appris qu'en association avec les organes des sens le système nerveux assure une ***fonction de sensibilité.*** *Nous allons voir maintenant qu'il intervient dans le comportement moteur, assurant par là une* ***fonction de motricité,*** *et que cette activité nerveuse se présente sous un double aspect : l'****activité réflexe*** *et l'****activité spontanée.***

I. L'ACTIVITÉ NERVEUSE RÉFLEXE

A - LA NOTION DE RÉFLEXE

Observation de réflexes chez l'Homme Notion de réflexe

Réflexe rotulien. Un sujet est assis, jambes pendantes, sur le bord d'une table. On frappe un coup sec avec le côté de la main sur le tendon situé au-dessous du genou ; la jambe est brusquement projetée en avant. L'extension de la jambe n'a pas été voulue par le sujet, elle s'est produite avant même qu'il n'ait perçu le choc et, quoi qu'il fasse, il ne peut empêcher cette réaction.

Réflexe pupillaire. Prenons un morceau de carton, plaçons son arête sur le front et le nez d'un sujet, éclairons son œil droit avec une lampe de poche. Non seulement nous voyons la pupille de l'œil droit se rétrécir, mais aussi celle de l'œil gauche ; il s'agit d'une

réaction bilatérale provoquée par l'action de la lumière, réaction que le sujet ne peut absolument pas contrôler.

Notion de réflexe. Dans les deux exemples que nous venons d'envisager, les **réactions** observées ont été **provoquées par une excitation,** elles sont **involontaires, prévisibles** puisque, mis à part les cas pathologiques, elles s'observent chez tous les êtres humains ; de telles réactions sont des **réflexes.**

Production de réflexes chez la Grenouille

Introduisons une aiguille dans la boîte crânienne d'une Grenouille et détruisons l'encéphale (hémisphères cérébraux, cervelet, bulbe) en déplaçant l'aiguille latéralement. La Grenouille ainsi préparée, ne possédant plus comme centre nerveux que la moelle épinière, est dite **Grenouille spinale.**

Suspendons cette Grenouille à un crochet (fig. 1 A), elle demeure parfaitement inerte alors qu'une Grenouille normale s'agiterait violemment ; il ne fait aucun doute que la Grenouille spinale ne souffre pas, alors que dans les mêmes conditions une Grenouille normale ressentirait de la douleur.

Pinçons alors un doigt du pied droit de la Grenouille, la patte se replie (fig. 1 B). Plongeons le pied droit dans un verre de montre contenant une solution d'acide acétique dilué au 1/50; non seulement nous observons un retrait de la patte droite, mais aussi une flexion de la patte gauche (fig. 1 C). Notons qu'avec une concentration plus faible (1/100), seule la patte droite se serait retirée, alors qu'avec une concentration plus forte (1/25) on aurait observé un mouvement des quatre pattes. Toutes ces réactions, provoquées par une excitation, sont prévisibles, donc involontaires : **ce sont des réflexes.**

Il faut cependant signaler que toutes les Grenouilles ne présentent pas une sensibilité identique, si bien que, pour certaines Grenouilles, les diverses réponses précédentes peuvent être obtenues avec des concentrations plus faibles que celles indiquées.

B - ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DES RÉFLEXES MÉDULLAIRES CHEZ LA GRENOUILLE

Mise en évidence des différents éléments qui interviennent dans un réflexe

Pour mettre en évidence les éléments qui entrent en jeu au cours d'un réflexe, nous allons donc pouvoir opérer sur une Grenouille spinale en considérant le cas du réflexe bilatéral obtenu en plongeant le pied droit dans une solution d'acide au 1/50.

a) **Mise en évidence de l'intervention d'un organe récepteur.**

Trempons le pied droit de la Grenouille dans l'éther pendant quelques minutes, puis plongeons-le dans la solution d'acide ; le réflexe ne se produit plus. Plongeons alors le pied gauche dans une solution d'acide au 1/50, la patte gauche et la patte droite se replient ; l'éther a seulement supprimé l'excitabilité des terminaisons nerveuses du pied droit ; on dit qu'il les a anesthésiées. Cette expérience prouve qu'**au départ d'un réflexe interviennent des terminaisons sensitives** qui reçoivent l'excitation et la transforment en influx sensitif.

Quelques instants plus tard, plongeons de nouveau le pied droit dans la solution d'acide ; on obtient une flexion de la patte droite et de la patte gauche. On peut en conclure que l'action de l'éther est temporaire.

Remarque. — Après chaque excitation par la solution d'acide, il convient de rincer la patte à l'eau pure afin d'éviter qu'un contact prolongé de l'acide avec la peau ne modifie les conditions de l'excitabilité.

b) **Mise en évidence de l'intervention d'un élément conducteur.**

Incisons dorsalement la peau de la cuisse droite et, en écartant les muscles, dégageons le nerf sciatique sur 2 centimètres environ. Sectionnons alors le nerf, puis plongeons le pied droit dans la solution d'acide ; nous n'observons pas de réaction. Cependant si, au moyen de deux électrodes reliées aux bornes d'une pile de 4,5 volts, on excite le tronçon central du nerf sciatique (fig. 2 B), on observe un mouvement de la patte gauche. L'excitation étant assez forte on observe également un mouvement des pattes antérieures. On en conclut que **le nerf sciatique conduit les influx nerveux sensitifs qui naissent dans les terminaisons nerveuses de la peau.**

Plongeons maintenant le pied gauche dans la solution d'acide, nous observons la flexion de la patte gauche et un mouvement de la patte droite limité à une flexion de la cuisse, la jambe et le pied restant inertes. Par contre si on excite le tronçon périphérique du nerf sciatique (fig. 2 A) on observe uniquement un mouvement de la jambe et du pied. On en conclut que **le nerf sciatique conduit les influx nerveux moteurs qui provoquent la contraction des muscles.**

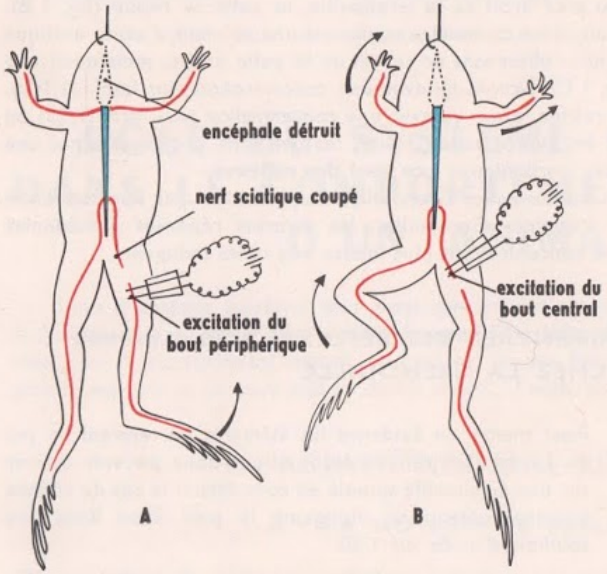


FIG. 2. - *Expérience précisant le rôle conducteur du nerf sciatique dans le réflexe de retrait de la patte chez la Grenouille.*

Nous pouvons donc affirmer que la **réalisation d'un réflexe fait intervenir un conducteur sensitif et un conducteur moteur** et que **le nerf sciatique,** qui conduit à la fois des influx sensitifs et des influx moteurs, **est un nerf mixte.**

c) **Mise en évidence de la nécessité d'un centre nerveux.**

Détruisons maintenant la moelle épinière de la Grenouille en introduisant une aiguille dans le canal rachidien, puis plongeons le pied gauche dans la solution d'acide ; les réactions observées précédemment ne se produisent plus. On peut en conclure que

la moelle épinière est un lieu où se fait le passage de l'influx sensitif à l'influx moteur ; un tel lieu est appelé **centre nerveux.**

Au niveau de la moelle épinière, tout se passe comme si l'influx nerveux sensitif, centripète, se réfléchissait vers les muscles sous forme d'un influx nerveux moteur, centrifuge, d'où le nom de réflexe donné à cette forme d'activité nerveuse.

En résumé, on peut dire que dans l'accomplissement d'un réflexe, interviennent obligatoirement les éléments suivants :

— un **organe récepteur,** ici les terminaisons nerveuses de la peau, qui reçoit l'excitation et engendre un influx nerveux sensitif ;

— un **conducteur sensitif,** ici le nerf sciatique, qui conduit l'influx sensitif à la moelle épinière ;

— un **centre nerveux,** la moelle épinière, où l'influx sensitif se transforme en influx moteur ;

— un **conducteur moteur,** le nerf sciatique, qui conduit l'influx moteur aux organes effecteurs, ici les muscles ;

— un ou des **organes effecteurs,** les muscles, agents actifs de la réaction.

Structures histologiques correspondant aux réflexes Notion d'arc réflexe

Nous avons vu (p. 81) qu'avec une solution d'acide à 1/100 on obtenait seulement le retrait de la patte excitée **(réflexe unilatéral),** qu'avec une concentration de 1/50, on observait de plus le retrait de la patte opposée **(réflexe bilatéral),** enfin qu'avec une concentration de 1/25 on observait un mouvement des quatre pattes (phénomène d'**irradiation**).

Il découle de ces faits que l'étendue de la réponse, c'est-à-dire le nombre des muscles qui entrent en jeu, est fonction de l'intensité de l'excitation ; mais, dans ces différentes réponses, quel est le trajet de l'influx nerveux ? Les expériences de Magendie (1827), d'une part, l'utilisation de la méthode de la dégénérescence wallérienne, d'autre part, vont nous donner une réponse à cette question.

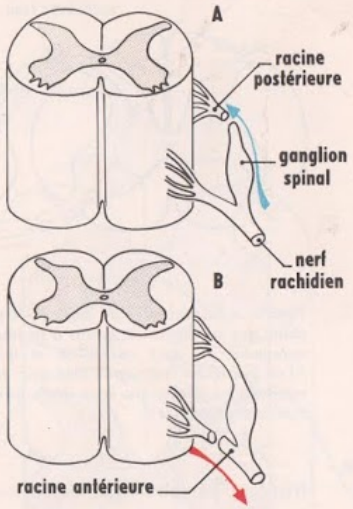


FIG. 3. - *Expériences de Magendie et conclusions qui en découlent (flèche bleue et flèche rouge) quant au sens des influx sensitifs et moteurs.*

a) **Expériences de Magendie** (1).

Opérant sur des Chiens, Magendie met à nu un des nerfs rachidiens innervant un membre postérieur ainsi que la racine antérieure et la racine postérieure qui l'unissent à la moelle épinière (fig. 3).

Sur un premier animal (fig. 3 A), il sectionne la racine postérieure et constate que cette

(1) Magendie n'étudiait pas les réflexes, mais simplement le rôle des nerfs.

section abolit toute sensibilité dans le territoire innervé par le nerf rachidien considéré, cependant que, dans ce territoire, les mouvements restent possibles.

Sur un autre animal (fig. 3 B), Magendie sectionne la racine antérieure. Il observe une paralysie des muscles correspondant au territoire innervé, cependant que l'animal réagit par des manifestations de douleur aux excitations portées sur ce territoire.

Ces expériences montrent que **la racine postérieure conduit les influx sensitifs, la racine antérieure, les influx moteurs.**

Plus tard, les expériences de Magendie furent reprises et ses résultats confirmés en portant des excitations sur les tronçons sectionnés.

Sur un animal dont la racine postérieure est sectionnée, l'excitation du tronçon périphérique ne provoque aucun effet, alors que l'excitation du tronçon central provoque des manifestations de douleur et des mouvements de la région innervée : **l'influx nerveux circulant dans la racine postérieure est donc centripète.**

Sur un animal dont la racine antérieure est sectionnée, l'excitation du tronçon central est sans effet, alors que l'excitation du tronçon périphérique s'accompagne de mouvements de la région innervée : **l'influx nerveux circulant dans la racine antérieure est donc centrifuge.**

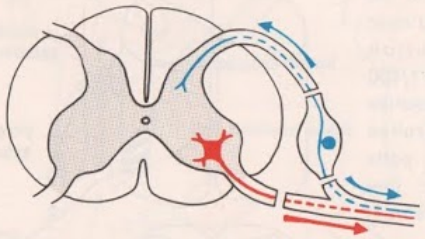


FIG. 4. - *Expériences de dégénérescence et conclusions qui en découlent quant à la nature des fibres nerveuses du nerf rachidien et de ses racines. (Les pointillés correspondent aux tronçons dégénérés et les flèches au sens dans lequel la dégénérescence progresse).*

b) **Expériences de dégénérescence wallérienne** (fig. 4).

Si, sur un Chien, on coupe la racine postérieure d'un nerf rachidien de part et d'autre du ganglion spinal, on constate que les fibres du tronçon central dégénèrent. Il en est de même des fibres du tronçon périphérique, et cette dégénérescence se poursuit dans les fibres correspondantes du nerf rachidien. Compte tenu du sens de l'influx, on peut dire que les fibres du nerf rachidien atteintes par la dégénérescence sont des dendrites des neurones unipolaires du ganglion spinal, alors que les fibres du tronçon central de la racine postérieure en sont les axones.

Après coupure de la racine antérieure, on observe une dégénérescence des fibres du tronçon périphérique et celle-ci se poursuit le long des fibres correspondantes du nerf rachidien. Compte tenu du sens de l'influx, on peut dire que ces fibres sont des axones des neurones moteurs multipolaires des cornes antérieures de la moelle épinière.

De ces expériences, on peut encore conclure que **le nerf sciatique** de la Grenouille est un nerf mixte parce qu'il est formé, en fait, de deux sortes de fibres : **fibres sensitives et fibres motrices.**

c) **Trajet de l'influx nerveux.**

1° Cas du réflexe unilatéral. Les observations que nous venons de faire, et d'autres expériences plus délicates, conduisent à penser que le trajet suivi par l'influx comporte :

— des neurones unipolaires, sensitifs ;
— des neurones multipolaires, moteurs ;
— des neurones intermédiaires, unissant les neurones sensitifs aux neurones moteurs. En effet, l'étude des temps de réaction conduit à penser que dans la moelle l'influx franchit au moins deux synapses, ce qui implique l'existence d'une troisième catégorie de neurones : les neurones d'association.

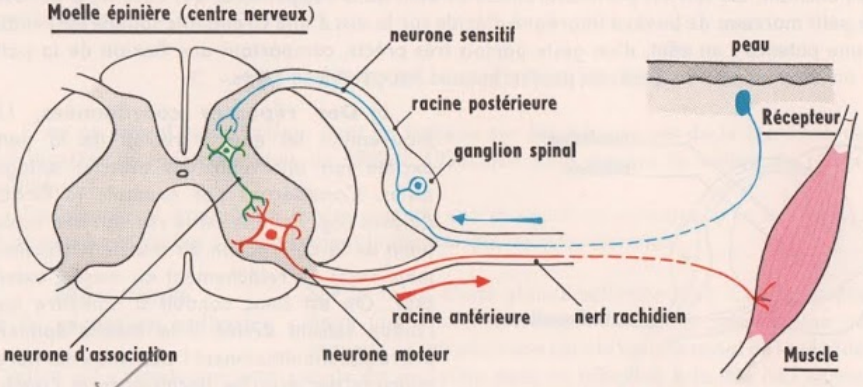


FIG. 5. - *Schéma d'un arc réflexe, simplification théorique.*

Dans un but de simplification, on représente schématiquement le trajet suivi par l'influx au cours d'un réflexe unilatéral, par une chaîne de trois neurones, un neurone sensitif, un neurone d'association et un neurone moteur ; à ce trajet théorique (fig. 5), on donne le nom d'**arc réflexe.**

2° Cas du réflexe bilatéral (fig. 6). Pour expliquer le passage de l'influx dans les neurones moteurs situés du côté opposé, on est conduit à admettre l'existence de **neurones d'association horizontaux,** dits **commissuraux** (ils passent par la commissure grise).

3° Cas de l'irradiation (fig. 6). Il y a cette fois transmission de l'influx à différents niveaux de la moelle épinière, ce qui conduit à admettre l'existence d'une autre catégorie de neurones d'association, les **neurones verticaux.**

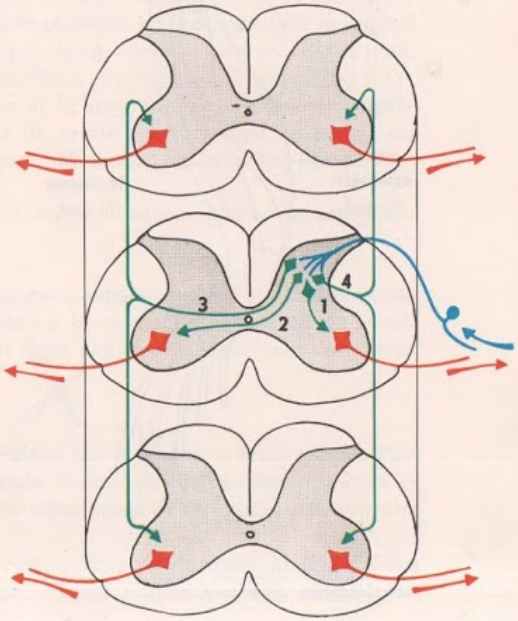


FIG. 6. - *Les neurones d'association dans la moelle épinière. 1, 2. Neurones d'association horizontaux. 3, 4. Neurones d'association verticaux.*

Caractères des réflexes Nous avons déjà noté que les réflexes sont **inéluctables** puisque des excitations identiques déclenchent inévitablement les mêmes réactions chez des êtres vivants de la même espèce. L'étude expérimentale que nous avons faite nous apprend encore que les réactions réflexes sont :

a) **Des réponses adaptées.** Les mouvements de la patte excitée ne sont pas des mouvements désordonnés mais utiles, puisque le retrait de la patte a pour effet de l'éloigner de l'excitant. Ce fait est particulièrement évident dans l'expérience qui consiste à déposer un petit morceau de buvard imprégné d'acide sur le dos d'une Grenouille spinale suspendue à une potence ; en effet, d'un geste parfois très précis, comportant une flexion de la patte et un mouvement du pied, le papier buvard est projeté à terre.

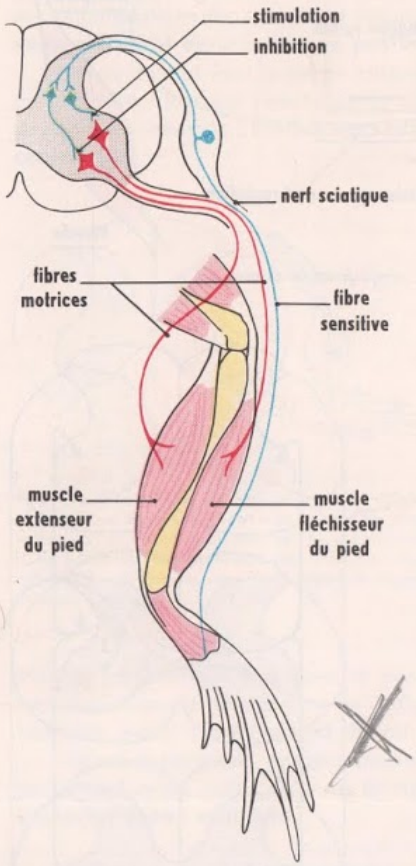


FIG. 7. - *Innervation des muscles antagonistes. (simplification théorique).*

b) **Des réponses coordonnées.** Un mouvement tel que le retrait de la patte excitée fait intervenir des muscles antagonistes. Considérons par exemple la flexion du pied (fig. 7) : elle est le résultat non seulement de la contraction du muscle fléchisseur, mais aussi du relâchement du muscle extenseur. On est donc conduit à admettre que l'influx sensitif arrivé à la moelle épinière provoque simultanément l'excitation des fibres motrices des muscles fléchisseurs et l'inhibition des fibres motrices des extenseurs, ce qui a pour effet de provoquer le relâchement des muscles extenseurs. Il en est évidemment de même pour les muscles fléchisseurs et extenseurs de la cuisse.

c) **L'amplitude d'une réaction réflexe peut varier, indépendamment de l'excitation.** Considérons le cas du réflexe rotulien ; nous avons dit que nous ne pouvions empêcher le mouvement consécutif au choc. En fait, si le choc est donné à notre insu, le mouvement de projection de la jambe sera plus fort que si nous nous y attendons. Nous ne pouvons empêcher le mouvement, mais nous pouvons donc le réduire. De même le réflexe plantaire (flexion des orteils obtenue en grattant la plante du pied) est plus fort pendant le sommeil que pendant l'état de veille. C'est la preuve que l'activité cérébrale a une influence inhibitrice sur les réflexes.

Notons que cette influence peut aller jusqu'à empêcher certains réflexes de se produire. Ainsi, nous pouvons nous piquer volontairement le doigt et résister à l'effet

douloureux que nous ressentons, alors que la même piqûre produite à notre insu provoque automatiquement un mouvement de retrait.

Quoi qu'il en soit, et mis à part les cas anormaux, les réflexes considérés sont caractéristiques d'une espèce donnée, car ils existent chez tous les individus de la même espèce et se manifestent de façon inéluctable si les conditions d'excitation restent identiques ; de tels réflexes font partie du patrimoine héréditaire : on dit que ce sont des **réflexes innés.** Nous allons voir maintenant qu'il existe une autre catégorie de réflexes, les réflexes conditionnels.

C - LES RÉFLEXES CONDITIONNELS

C'est au savant russe Pavlov, dont les travaux sur les mécanismes de la sécrétion des sucs digestifs se sont poursuivis de 1902 à 1936, que nous devons la notion de réflexe conditionnel.

De nombreux travaux de Pavlov portant sur la sécrétion salivaire chez le Chien, il est nécessaire d'étudier sommairement le mécanisme de cette sécrétion.

Mécanisme de la sécrétion salivaire Sur le canal d'une glande salivaire d'un Chien, on pratique une fistule, autrement dit on fait une incision par laquelle on introduit une canule dans le canal de la glande ; la salive qui s'écoule par cette canule est recueillie dans un tube fixé à la tête de l'animal. Ce dispositif, qui permet d'apprécier la quantité de salive sécrétée, montre que la sécrétion salivaire augmente considérablement au cours de la mastication ; en particulier, on constate que si l'animal mange des biscottes, aliment sec, sa sécrétion salivaire est plus abondante que s'il mange de la viande, aliment humide. Or cette sécrétion est prévisible (elle se produit avec n'importe quel Chien), elle ne dépend donc pas de la volonté : c'est un réflexe inné, au même titre que les réflexes étudiés précédemment. Dans ce réflexe interviennent (fig. 8 A) : un récepteur (les terminaisons nerveuses gustatives de la langue), un conducteur centripète (les fibres des nerfs gustatifs), un centre nerveux (le centre salivaire situé au niveau du bulbe), un conducteur centrifuge (les fibres des nerfs sécréteurs), un effecteur (les glandes salivaires).

Notons que les influx qui naissent au niveau des terminaisons gustatives atteignent également l'aire gustative du cortex cérébral.

Travaux de Pavlov Des travaux de Pavlov nous retiendrons les principales expériences qui l'ont conduit à la notion de réflexe conditionnel, ainsi que ses propres interprétations, après quoi nous examinerons quelques caractères de ces réflexes.

a) **Expériences.**

A un Chien porteur d'une fistule salivaire, Pavlov fait entendre le bruit rythmé d'un métronome puis il lui donne à manger de la viande. Il observe une sécrétion salivaire et note que « c'est l'effet produit par les propriétés mécaniques et chimiques des aliments sur la muqueuse buccale ».

Pendant plusieurs jours de suite, l'administration de nourriture est ainsi précédée de l'émission du bruit du métronome. Après quoi, Pavlov soumet le Chien au bruit du

métronome sans lui donner de nourriture. Constatant alors qu'une sécrétion de salive se produit, il conclut qu' « une irritation étrangère à l'action de manger, une suite de bruits, a mis la glande salivaire en activité ». **Le bruit rythmé du métronome, normalement sans effet sur la sécrétion salivaire, est donc devenu un excitant efficace.**

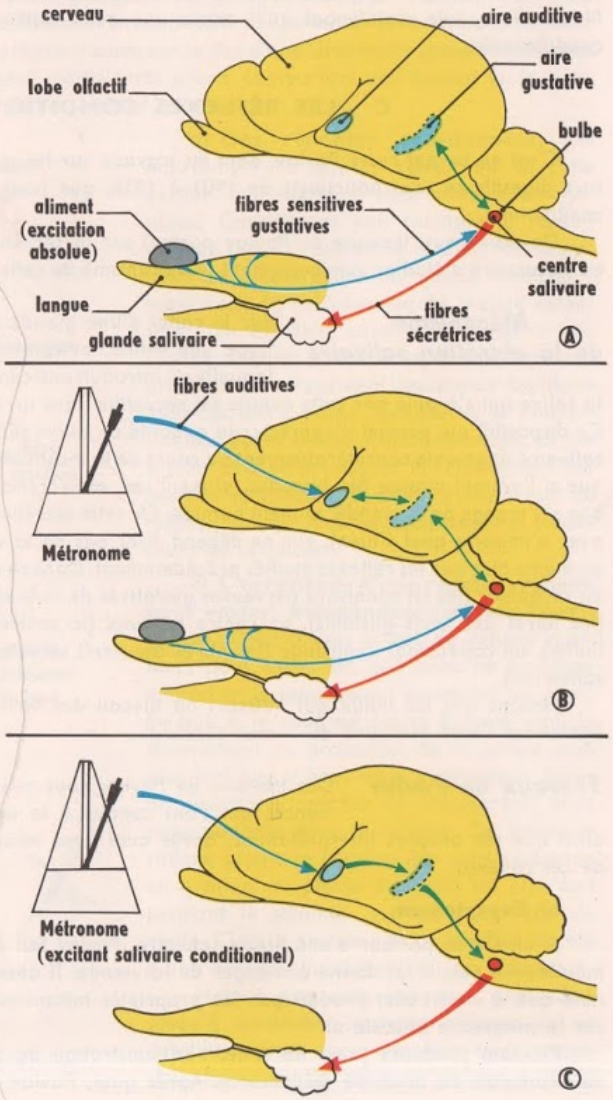


FIG. 8. - *Schéma résumant le mécanisme de l'établissement d'un réflexe salivaire conditionnel (C) chez le Chien, à partir d'un réflexe absolu (A).*

A. *L'aliment, excitant naturel, provoque l'excitation du centre salivaire qui déclenche la sécrétion. En même temps une liaison s'établit avec le centre gustatif.*

B. *Un son, qui provoque une excitation aboutissant à l'aire auditive, étant associé à plusieurs reprises à l'administration de nourriture, une nouvelle association naît entre l'aire gustative et l'aire auditive.*

C. *Du fait des associations qui se sont établies, le son, agissant seul, provoque une excitation qui aboutit à l'aire auditive, se transmet à l'aire gustative puis au centre salivaire qui déclenche la sécrétion. Le son est devenu un excitant salivaire : c'est un excitant conditionnel.*

Le bruit du métronome doit être entendu **avant** la présentation de la viande.

Opérant alors sur des Chiens sur lesquels il a pratiqué l'ablation des hémisphères cérébraux, Pavlov peut écrire : « Si le Chien est privé de ses grands hémisphères, vous ne recevrez jamais la moindre quantité de salive par l'entremise de ces excitants-là. » Pavlov peut donc dire que la sécrétion salivaire déclenchée par les battements du métronome est « le résultat de l'activité des grands hémisphères ». Activité qu'il qualifie « d'activité signalisatrice ». « Les battements du métronome, écrit-il, signalent la nourriture, puisque l'animal y répond par la même réaction que pour la nourriture elle-même. »

b) **Interprétation.** Une question se pose alors à Pavlov : « Qu'est-ce donc que cette signalisation, comment la comprendre du point de vue purement physiologique ? »

En réponse, Pavlov écrit : « Nous savons qu'un réflexe est une réaction nécessaire et régulière de l'organisme à un agent périphérique, réaction réalisée à l'aide d'un segment du système nerveux. Il est parfaitement évident que la signalisation présente toutes les parties constituantes de l'acte nerveux appelé réflexe. Une excitation externe est nécessaire au réflexe ; cette excitation est donnée... ce sont les battements du métronome. Ces derniers mettent en branle l'appareil auditif du Chien, l'excitation chemine ensuite par le nerf auditif vers le système nerveux central, d'où elle se réfléchit sur les nerfs qui descendent vers la glande salivaire et excitent son activité. Il n'y a aucune raison de ne pas considérer comme un réflexe et de ne pas appeler réflexe ce que jusqu'à présent j'ai désigné sous le terme de signalisation. »

Pavlov note cependant « qu'il y a une différence essentielle entre notre vieux réflexe et ce nouveau phénomène que je viens également d'appeler un réflexe. Par ses propriétés mécaniques ou chimiques la nourriture provoque un réflexe dès la naissance chez tous les animaux. Quant à notre nouveau réflexe... il s'élabore peu à peu au cours de l'existence individuelle de l'animal. » Le premier réflexe « est tout prêt », l'autre « doit être préparé au préalable ». C'est pourquoi Pavlov dira : « Nous avons appelé les nouveaux réflexes des **réflexes conditionnels** par opposition aux réflexes innés qui sont absolus », car « ils exigent pour se former des conditions déterminées... Mais naturellement, nos épithètes peuvent à bon droit être remplacées par d'autres. Les anciens réflexes peuvent s'appeler réflexes innés ; les nouveaux, réflexes acquis. »

En résumé, les faits observés expérimentalement par Pavlov conduisent à penser que, par suite de l'association répétée de l'excitant sonore, inefficace, à l'excitant alimentaire normal (fig. 8 B) des liens nerveux se créent entre les aires auditive et gustative aboutissant à l'établissement d'un nouvel arc réflexe (fig. 8 C).

Caractères des réflexes conditionnels

a) **L'excitant conditionnel doit être bien déterminé.** Pavlov devait faire cette constatation alors qu'il présentait à l'Académie des Sciences un Chien dressé à saliver au bruit d'un métronome. En effet, l'animal qui n'avait pas réagi au bruit, comme prévu, se mit brusquement à saliver quand l'aide de laboratoire, normalement chargé de l'expérience, entra dans la salle ; cela prouve que, chez ce Chien, c'était la vue de l'aide qui avait joué le rôle d'excitant conditionnel à l'insu de l'expérimentateur. Cela prouve également que **des excitants variés peuvent devenir des excitants conditionnels.** Ainsi, la vue, l'odeur d'un aliment peuvent devenir des excitants conditionnels comme le prouve l'expérience suivante.

Des jeunes chiots sont séparés de leur mère et nourris exclusivement de lait pendant plusieurs mois. On leur montre alors de la viande pour la première fois ; la vue de cet aliment, qu'ils ne connaissent pas, est sans effet sur leur sécrétion salivaire. Il suffit alors qu'on leur fasse manger de la viande pour que par la suite ils se mettent à saliver à la seule vue de cet aliment. Il en est de même chez l'Homme lorsque la vue, l'odeur d'un mets appétissant « lui font venir l'eau à la bouche » ; c'est qu'à son insu il s'est établi un réflexe conditionnel.

Il résulte des faits précédents que si l'on veut dresser un animal à un excitant donné, il faudra éliminer tous les facteurs susceptibles de devenir un excitant conditionnel et opérer dans des laboratoires spéciaux totalement isolés des excitants extérieurs car, comme l'écrit Pavlov, « dans les laboratoires ordinaires, il arrive, évidemment, que des excitants occasionnels faussent l'expérience ».

Il résulte aussi des faits précédents que dans le monde où il vit, l'animal va pouvoir acquérir des réflexes conditionnels variés. Il en est de même pour l'Homme.

b) **Les réflexes acquis ne sont pas immuables ;** en particulier, un réflexe conditionnel disparaît s'il n'est pas entretenu par l'association périodique de l'excitant conditionnel à l'excitant absolu. En effet chez le Chien l'expérience montre que, si pendant un certain temps on fait entendre le bruit du métronome seul, sans apport de nourriture, la sécrétion salivaire déclenchée par le bruit va diminuant et finit par ne plus se produire.

L'expérience montre également qu'un excitant inefficace peut se substituer à un excitant conditionnel devenant ainsi lui-même un excitant conditionnel. Un Chien réagit au bruit d'un métronome ; si on fait précéder ce bruit de l'allumage d'une lampe, au bout de quelque temps l'excitant lumineux seul devient efficace.

Bien que notre étude des réflexes conditionnels ne donne qu'une idée très incomplète de la variété des expériences de Pavlov et des conclusions ou applications pratiques qu'il a pu en tirer, il en découle que ces réflexes présentent une grande variété et que divers aspects du comportement de l'Homme et des animaux peuvent maintenant s'expliquer par le mécanisme des réflexes conditionnels.

D - DIVERS ASPECTS DES RÉFLEXES, LEUR IMPORTANCE DANS LA VIE DE L'HOMME ET DES ANIMAUX

Nous venons de voir que, dans l'activité réflexe, il est possible de distinguer des réflexes innés, ou absolus, et des réflexes conditionnels, ou acquis ; nous allons donner maintenant une idée de la diversité de ces réflexes, après quoi nous préciserons leurs caractères et montrerons leurs rôles dans le comportement de l'Homme et des animaux.

Les réflexes innés ou absolus

Dans les expériences réalisées sur la Grenouille, nous avons considéré des réflexes dont les centres siègent dans la moelle, d'où le nom de réflexes médullaires que nous leur avons donné. Mais d'autres réflexes ont aussi leur centre dans la moelle et de plus il existe des centres réflexes dans la région supérieure du névraxe, dans le bulbe et le cervelet, par exemple.

On peut distinguer :

— des **réflexes médullaires** tels que, chez l'Homme, le **réflexe rotulien,** le **réflexe plantaire,** le **réflexe cardio-accélérateur** (dont le centre est situé dans la région dorsale de la moelle épinière)... ;

— des **réflexes bulbo-protubérantiels** (dont les centres sont situés dans le bulbe et la protubérance annulaire), tels que le **réflexe d'occlusion des paupières,** le **réflexe linguo-maxillaire** (qui produit l'abaissement de la mâchoire inférieure lorsque l'on se mord la langue), les **réflexes de mastication et de déglutition,** le **réflexe salivaire,** le **réflexe cardio-modérateur... ;**

— des **réflexes cérébelleux** (dont les centres sont situés dans le cervelet) tels que les **réflexes d'équilibration et de locomotion ;**

— des **réflexes ayant pour centre les couches optiques et les corps striés,** tels que les **réflexes émotionnels,** les **réflexes de régulation du tonus musculaire.**

Cette énumération, quoique incomplète, nous donne une idée de la diversité des réactions innées qui interviennent dans le comportement de l'Homme et, bien entendu, des animaux. Elle nous donne aussi une idée des divers aspects que peut avoir le comportement d'un être vivant, puisque plusieurs réflexes peuvent intervenir en même temps.

L'examen des réflexes que nous venons de citer montre, qu'en dépit de leur diversité, ils peuvent se ramener à trois catégories :

— Les **réflexes extéroceptifs.** Ce sont les réflexes dont le récepteur se trouve situé à la périphérie du corps, dans les couches les plus superficielles ; à ce type appartiennent les réflexes médullaires étudiés chez la Grenouille, et, chez l'Homme, tous les réflexes auxquels donnent naissance les récepteurs périphériques tels que la peau, l'œil, l'oreille.

Ces réflexes semblent avoir pour rôle de protéger l'être vivant contre les dangers extérieurs, par exemple le retrait de la main quand on se brûle, le réflexe d'occlusion des paupières... ;

— Les **réflexes proprioceptifs.** Ce sont les réflexes dans lesquels l'excitant agit sur des récepteurs plus profonds que les précédents. A ce type appartient le réflexe rotulien, dans lequel le choc agit sur des terminaisons sensibles situées dans le tendon du muscle extenseur de la jambe.

Ces réflexes interviennent surtout dans l'activité musculaire en rapport avec l'équilibration et le maintien des attitudes du corps ;

— Les **réflexes intéroceptifs** ou **réflexes végétatifs.** Ces réflexes, dont les récepteurs sont situés dans la profondeur de l'organisme, sont ceux qui règlent le fonctionnement de nos organes ; tel est par exemple le réflexe cardio-accélérateur. Les récepteurs, les conducteurs et les centres intervenant dans ces réflexes appartiennent au système nerveux végétatif (orthosympathique et parasympathique).

Les réflexes conditionnels ou acquis

Nous avons vu que ces réflexes, qui font intervenir l'activité cérébrale, résultent de l'association à un excitant naturellement efficace, d'un excitant nouveau qui initialement n'est pas efficace, mais le devient par suite de la formation de circuits nerveux nouveaux. Nous avons vu également que l'on pouvait ainsi obtenir un réflexe salivaire avec des excitants divers. Nous avons également signalé qu'un excitant secondaire pouvait devenir conditionnel et prendre même la place de l'excitant conditionnel primaire. Ces faits donnent déjà une idée de la diversité des réactions nerveuses qui peuvent se créer, et ils nous permettent d'expliquer certains comportements des animaux.

Ainsi s'explique le comportement du Chien qui saute de joie quand son maître prend sa laisse, ou bien ouvre le placard où cette laisse est pendue. La vue de la laisse ou peut-être le bruit qu'elle fait, l'ouverture du placard sont devenus le signal de la promenade.

La diversité des réactions nous apparaîtra plus grande encore si nous ajoutons que des réactions diverses, parfois très complexes, peuvent être obtenues avec des excitants également divers par le mécanisme du conditionnement. Pensez, notamment, à certains numéros de dressage présentés dans les cirques, où les réactions, les attitudes de l'animal, qui semblent voulues par lui, sont en réalité des réactions automatiques déclenchées par un signal donné par le dresseur, signal que le public ne remarque pas. Ce dressage, par le mécanisme du conditionnement, a de nos jours de nombreuses applications pratiques. C'est ainsi que, en vue d'expériences spatiales, on a pu dresser des animaux divers, des Singes notamment, à effectuer certaines manœuvres sur le simple déclenchement d'un signal.

Les possibilités de ce dressage sont multiples. Considérons, par exemple, un Chien qui se tient en arrêt devant un gibier : ce comportement est le résultat d'une éducation, grâce à laquelle l'animal domine l'instinct, entendez par là le réflexe naturel, qui le pousse à courir après ce gibier. Nous entrevoyons là une des possibilités de l'éducation qui conduit à la domination, Pavlov dit l'inhibition, de certaines réactions.

Il est clair que ce que nous venons de dire à propos de l'animal est valable pour l'Homme. Bien plus, la structure même du cerveau de l'Homme lui permet d'acquérir un plus grand nombre de circuits nerveux que l'animal. Pensons, en particulier, à l'acquisition du langage. Si pour un jeune enfant le mot chaise prend une signification, c'est que, entre le mot parlé et la vue de l'objet correspondant, il s'est établi une association.

Il en est de même de l'acquisition de l'écriture ; l'enfant qui apprend à écrire fait des efforts pour se souvenir de la forme des lettres et pour bien les écrire ; mais, à l'usage, les gestes volontaires deviennent des gestes automatiques, les réactions s'accomplissent alors avec rapidité et avec un minimum de fatigue.

Nous pourrions multiplier les exemples mais ceux que nous venons de donner suffisent pour montrer la place que tiennent les réflexes conditionnels dans la vie de l'Homme et des animaux, et l'on comprend qu'à la suite de ses travaux, Pavlov ait pu écrire : « Le réflexe conditionnel est un des faits les plus coutumiers et les plus répandus. C'est sans doute ce que nous connaissons chez nous et chez les animaux, sous les dénominations les plus variées : dressage, discipline, éducation, habitude. En effet il s'agit dans tous les cas de liaisons établies au cours de la vie individuelle entre les agents externes définis et l'activité déterminée déclenchée par eux. »

La place prise par les réflexes conditionnels dans l'éducation de l'Homme et dans les manifestations de l'intelligence ne doit cependant pas conduire à considérer les actes intelligents comme une somme de réflexes conditionnels. Comme l'écrit le Dr Chauchard : « Les réflexes conditionnels sont aussi l'outil principal au service de la pensée, mais il ne faut pas négliger le fait fondamental que penser c'est pouvoir utiliser, donc au besoin maîtriser, de tels réflexes. » C'est incontestablement dans cette maîtrise des réflexes conditionnels que l'Homme marque une supériorité sur l'animal. La réaction de l'animal dressé à un excitant conditionnel donné est inéluctable, il n'en est pas de même chez l'Homme qui peut modifier ses réactions. Cette constatation nous amène à considérer maintenant une autre forme d'activité, l'activité spontanée.

II. L'ACTIVITÉ SPONTANÉE

Nous venons d'apprendre que **les réflexes sont des réactions inéluctables,** motrices ou sécrétrices, **provoquées par une excitation** portée sur des terminaisons sensibles, ce qui permet de dire que **l'activité réflexe n'est pas spontanée.** Nous allons étudier maintenant une autre forme d'activité, **l'activité spontanée** qui **se manifeste de façon imprévisible** et dont la motricité volontaire est l'un des aspects. En effet, considérons le cas d'une personne qui saisit un crayon sur une table ; il s'agit bien d'une activité spontanée, puisqu'elle n'est pas une réponse inéluctable à une excitation ; c'est, de plus, une réaction que nous pouvons qualifier de volontaire, car il est évident que la personne est libre de son acte, elle peut saisir ou ne pas saisir le crayon, elle peut même amorcer le mouvement puis l'interrompre. Rien ne nous permet de prévoir la réaction. Dès lors se pose à nous le problème de savoir où s'élaborent les influx qui engendrent de telles réactions et quels en sont les trajets.

A - PARTICIPATION DU CORTEX CÉRÉBRAL À L'ÉLABORATION D'UN MOUVEMENT SPONTANÉ

Des méthodes expérimentales (ablation, excitation électrique du cortex), des observations cliniques, jointes aux résultats des études anatomiques, apportent de précieux renseignements sur la participation du cortex à l'élaboration d'un mouvement spontané.

Expériences d'ablation On peut procéder à des ablations totales ou partielles du cortex sur des animaux divers.

a) **Ablation totale.** Un Pigeon, un Chat survivent à l'ablation totale du cortex, mais leur comportement est profondément modifié ; ils restent immobiles, ne cherchent pas à se nourrir. Cependant, ils n'ont pas perdu la possibilité de se mouvoir ; le Pigeon vole si on le lance en l'air, le Chat marche si on le pousse, l'un et l'autre avalent leur nourriture si on la leur enfonce dans le gosier. Le Singe survit rarement à l'ablation du cortex, mais dans les cas les plus heureux, on constate que l'animal opéré reste plongé dans une profonde torpeur et qu'il ne manifeste plus que des mouvements automatiques. **L'animal sans cortex perd donc toute activité spontanée : il est réduit à l'état d'automate.**

b) **Ablation partielle.** Si l'on pratique chez le Singe l'ablation d'une partie du cortex cérébral située en avant du sillon de Rolando (fig. 9) de l'hémisphère cérébral gauche par exemple, on constate une paralysie musculaire du côté droit. Si cette ablation ne porte que sur une petite surface de ce territoire, elle ne se traduit que par une perte partielle de la motricité, celle du bras droit par exemple. Chez l'Homme, l'ablation d'un hémisphère cérébral, au cours de l'extraction d'une tumeur cancéreuse, entraîne fatalement une paralysie totale et définitive de la moitié opposée du corps. Ces observations nous conduisent à admettre la présence de **territoires spécialisés dans la motricité** et à parler de **localisations motrices.**

Expériences d'excitation Si chez l'Homme, au cours d'opérations sur le cerveau, on excite, au moyen d'électrodes, un territoire précis du cortex dans la zone située en avant du sillon de Rolando (fig. 9), on déclenche des mouve-

ments d'une partie précise du corps et toujours du côté opposé à la zone excitée. Une excitation à droite provoquera, par exemple, un mouvement d'un doigt de la main gauche. Autrement dit une excitation d'une zone donnée se traduit toujours par le fonctionnement d'un groupe de muscles déterminé, fonctionnement au cours duquel interviennent naturellement des muscles antagonistes.

De telles expériences ne confirment pas seulement l'existence de localisations motrices, elles montrent aussi qu'il existe des localisations très étroites et que les influx qui naissent dans ces zones motrices déclenchent des réactions qui s'accomplissent rapidement et automatiquement dans un ordre précis.

Observations cliniques Quelques cas d'enfants anencéphales (venus au monde sans cerveau) ont pu être étudiés, certains de ces enfants ayant vécu jusqu'à l'âge de cinq ans. De même que les animaux ayant subi l'ablation totale du cortex, ils ne présentaient aucune motricité spontanée et se comportaient comme de vrais automates.

On peut observer, chez l'Homme, des troubles moteurs précis en rapport avec des lésions localisées du cortex repérables à l'autopsie. Ces lésions sont consécutives à une tumeur, une hémorragie, un accident.

B - LOCALISATIONS MOTRICES CORTICALES ET TRAJET DE L'INFLUX NERVEUX

Il découle des études précédentes que certaines zones du cortex sont indispensables à l'accomplissement de mouvements spontanés; à ces zones on donne le nom d'**aires motrices.** De plus ces mêmes méthodes d'étude ont conduit à distinguer dans toute aire motrice une **aire de projection motrice** et une **aire psychomotrice.**

Aire de projection motrice Il y a une aire de projection motrice dans chaque hémisphère. Chez l'Homme, elle est située en avant du sillon de Rolando (fig. 9), dans la circonvolution frontale ascendante. C'est de chacune de ces zones qu'émanent les influx moteurs envoyés, on dit encore projetés, vers les différentes parties du corps. On a pu établir, pour chaque aire (fig. 10), une véritable carte topographique des centres moteurs ; les différentes parties du corps y sont représentées par des territoires bien précis, dont la surface est proportionnelle au nombre et à la finesse des mouvements que ces parties du corps peuvent effectuer. C'est ainsi que le territoire correspondant aux mouvements des doigts est beaucoup plus étendu que celui correspondant aux mouvements du tronc. On aura une idée de l'importance relative des différentes localisations en considérant la figure 10 où le corps de l'Homme a été figuré tel qu'il serait si ses différentes parties avaient un développement proportionnel à la surface des localisations correspondantes.

Aire psychomotrice En avant de chaque aire motrice se trouve un territoire assez mal délimité dont l'ablation n'entraîne pas la perte de la motricité volontaire, mais se traduit par des troubles plus ou moins graves dans la coordination des mouvements : c'est l'aire psychomotrice. Dans l'aire psychomotrice, on a pu mettre en évidence plusieurs centres, en particulier un centre des mouvements de l'écriture, un centre du langage parlé ; ces centres sont unilatéraux et situés dans l'hémisphère gauche chez les droitiers, dans l'hémisphère droit chez les gauchers. Une lésion de ces centres entraîne dans le premier cas une impossibilité d'écrire (agraphie), dans le second cas une impossibilité d'émettre des paroles (aphasie motrice). Les muscles ne sont pas paralysés, mais il n'y a plus de mouvements cohérents.

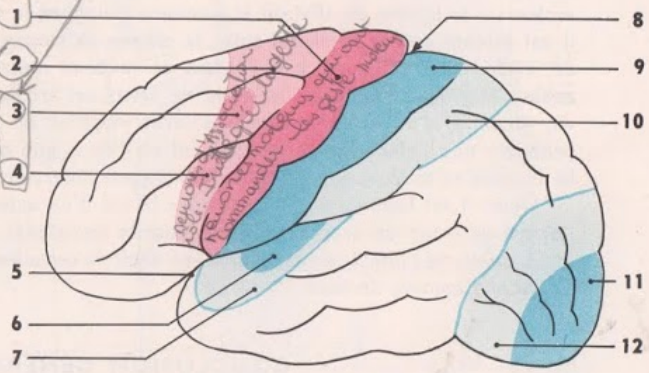


FIG. 9. - *Localisations cérébrales motrices (en rouge) et sensitives (en bleu) dans l'hémisphère gauche. 1. Aire motrice. 2. Aire psychomotrice. 3. Centre des mouvements de l'écriture. 4. Centre du langage parlé. 5. Scissure de Sylvius. 6. Aire auditive. 7. Aire psycho-auditive. 8. Sillon de Rolando. 9. Aire de la sensibilité générale. 10. Aire psychosensitive. 11. Aire visuelle. 12. Aire psycho-visuelle.*

Trajet nerveux de la motricité spontanée

Si nous avons pu schématiser le trajet de l'influx nerveux dans le cas d'un acte réflexe, il n'en va pas de même dans le cas de l'activité spontanée, car bien des inconnues subsistent. Certes, nous pouvons affirmer que certaines zones du cortex cérébral sont indispensables à l'élaboration d'un mouvement spontané. Nous savons notamment que les influx moteurs correspondant à des actes spontanés naissent au niveau des grandes cellules pyramidales des aires de projection motrice. Nous savons également qu'un influx

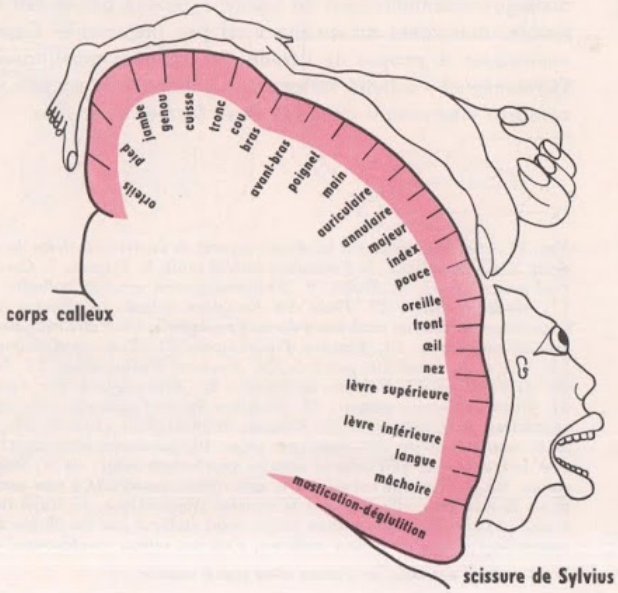


FIG. 10. - *Les principales localisations motrices chez l'Homme et ce que serait son corps si ses différentes parties avaient un développement proportionnel à la surface des localisations correspondantes.*

moteur émanant de l'hémisphère droit atteint les muscles de la moitié gauche du corps et inversement, preuve que les fibres motrices qui conduisent ces influx aux muscles changent de direction à un certain niveau. En fait, on sait que les axones des neurones pyramidaux changent de direction soit au niveau du bulbe, soit au niveau de la moelle épinière, il y a donc des entrecroisements moteurs au niveau du bulbe et de la moelle épinière (fig. 11). On sait aussi que l'aire psychomotrice assure la coordination des mouvements, mais on ignore comment elle intervient. D'autre part, on ignore comment prennent naissance les influx moteurs. On ignore en effet où et comment s'élabore la décision qui précède l'action, car il est évident que le sujet qui saisit le crayon se trouve placé devant un libre choix. Il est évident, par ailleurs, que l'action de la zone motrice est liée à l'intervention de zones sensorielles. En effet, le geste de saisir un crayon suppose que le crayon a été vu, identifié, d'où l'intervention des aires visuelles et psychovisuelles. En outre, il est probable que l'efficacité du mouvement est liée à une appréciation de la position et de la distance du crayon, appréciation dans laquelle interviennent encore les aires sensorielles.

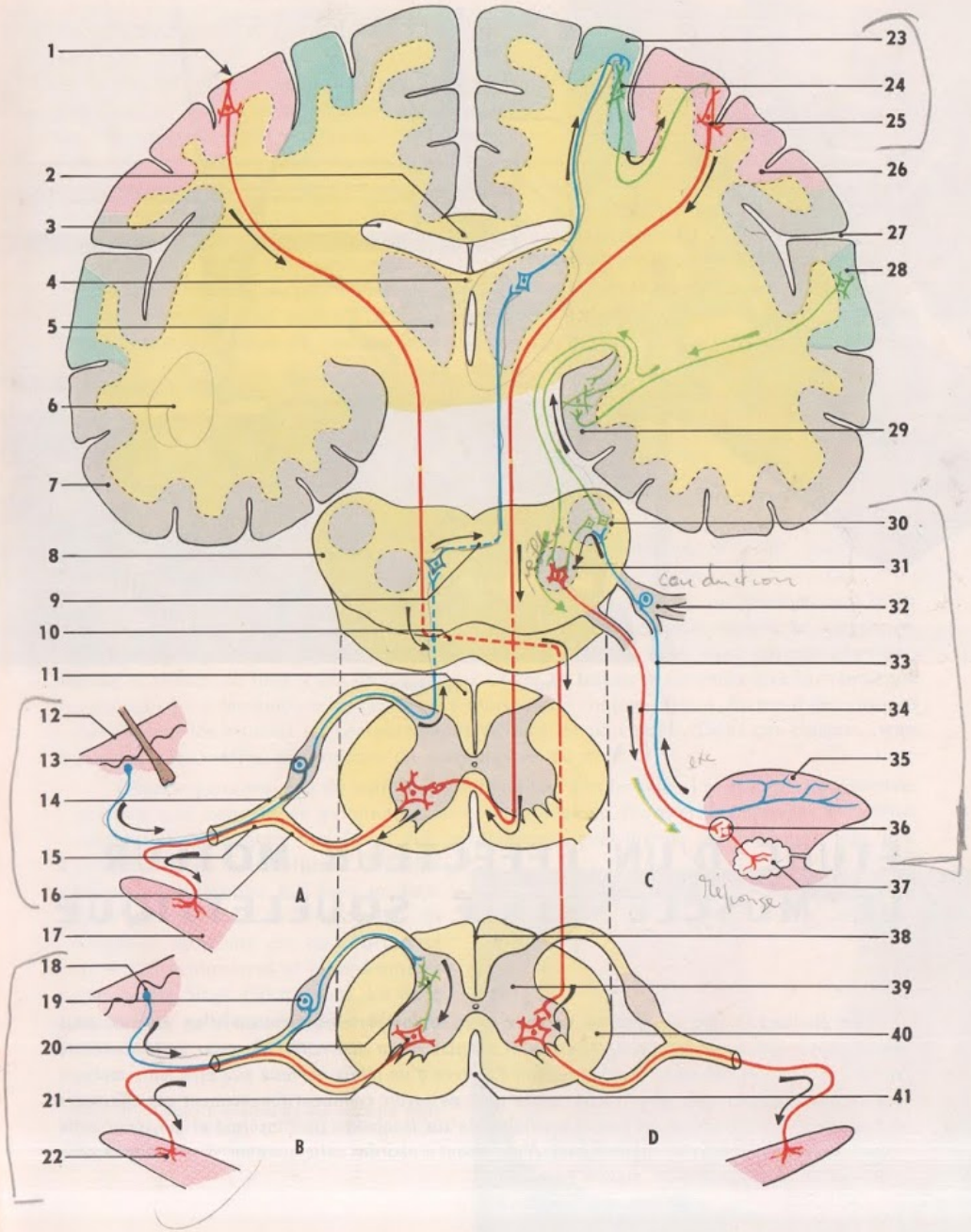
Ainsi il est hors de doute que, dans le cas d'un acte apparemment aussi simple que l'action de saisir un crayon, des mécanismes complexes interviennent, qui conditionnent la naissance de l'influx moteur et que, en dépit de certaines localisations, le cortex cérébral fonctionne comme un tout.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Quelles que soient les inconnues qui subsistent quant aux mécanismes qui provoquent la naissance des influx aboutissant à l'activité spontanée, il apparaît que cette dernière se distingue essentiellement de l'activité réflexe par le fait qu'elle n'est absolument pas prévisible, autrement dit qu'elle n'est pas inéluctable. Cependant, comme nous l'avons fait remarquer à propos de l'étude des réflexes conditionnels, la distinction entre l'activité spontanée et l'activité réflexe conditionnelle n'est pas toujours facile à faire, le cortex cérébral intervenant dans ces deux formes d'activités.

FIG. 11. - *Schéma résumant les divers aspects de l'activité motrice du système nerveux.* 1. *Hémisphère cérébral droit.* 2. *Corps calleux.* 3. *Ventricule latéral droit.* 4. *Trigone.* 5. *Corps striés.* 6. *Substance blanche.* 7. *Cortex (substance grise).* 8. *Bulbe.* 9. *Entrecroisement sensitif bulbaire.* 10. *Entrecroisement moteur bulbaire.* 11. *Moelle épinière.* 12. *Peau.* 13. *Ganglion spinal.* 14. *Racine postérieure du nerf rachidien.* 15. *Nerf rachidien.* 16. *Racine antérieure du nerf rachidien.* 17. *Fibre musculaire.* 18. *Corpuscule tactile.* 19. *Neurone sensitif unipolaire.* 20. *Neurone d'association.* 21. *Neurone moteur multipolaire étoilé.* 22. *Plaque motrice.* 23. *Aire de la sensibilité générale.* 24. *Neurone d'association.* 25. *Neurone moteur multipolaire pyramidal.* 26. *Aire motrice.* 27. *Scissure de Sylvius.* 28. *Aire auditive.* 29. *Aire gustative.* 30. *Noyau salivaire sensitif.* 31. *Noyau salivaire moteur.* 32. *Ganglion du nerf gustatif.* 33. *Fibres sensitives, nerf gustatif.* 34. *Fibres sécrétrices, nerf salivaire.* 35. *Langue.* 36. *Ganglion viscéral.* 37. *Glande salivaire.* 38. *Sillon postérieur de la moelle épinière.* 39. *Substance grise.* 40. *Substance blanche.* 41. *Sillon antérieur de la moelle épinière. Les divers aspects de l'activité motrice représentés sont : en* A, *motricité volontaire consécutive à une sensation. En* B, *motricité involontaire, acte réflexe consécutif à une excitation. En* C, *activité réflexe relative à la vie de nutrition, elle concerne le système sympathique. Le trajet indiqué par les flèches noires correspond à une sécrétion salivaire réflexe innée, celui indiqué par les flèches vertes correspond à une sécrétion réflexe consécutive à une excitation auditive, c'est un réflexe conditionnel. En* D, *une activité motrice spontanée.*

N. B. - *Bien entendu, ce schéma n'est pas à retenir.*



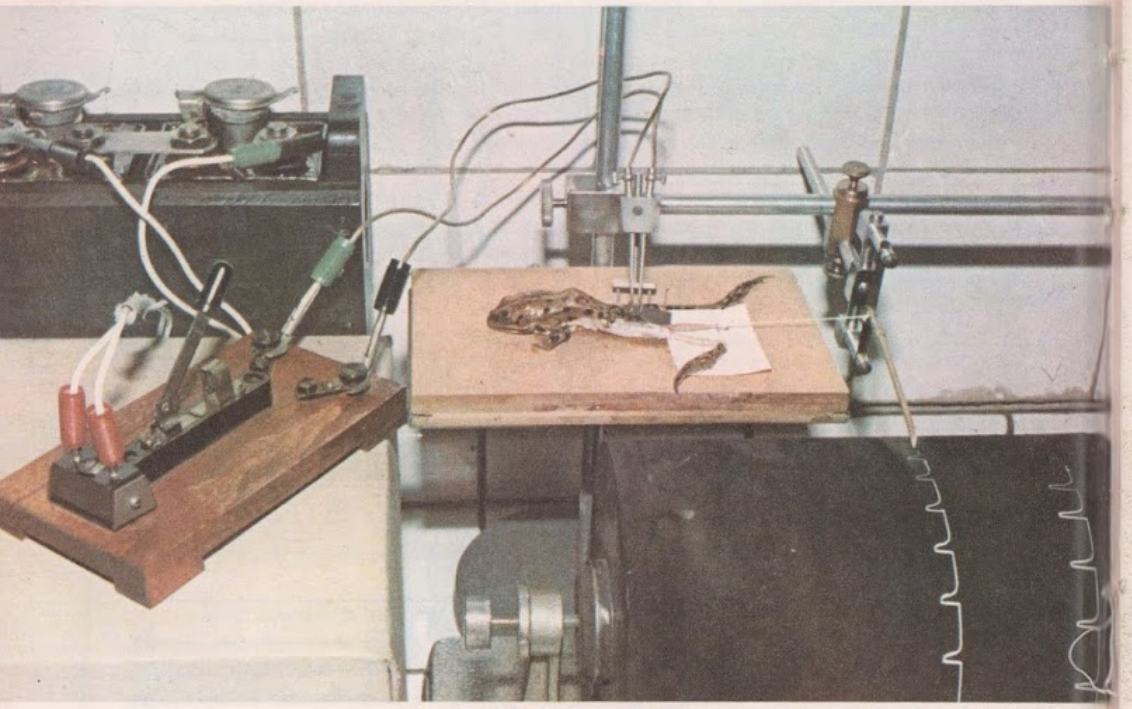


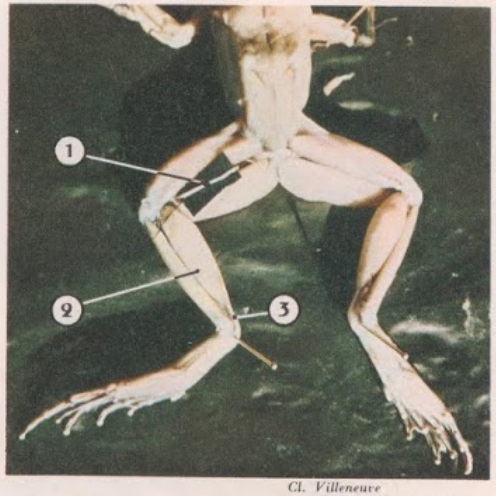
FIG. 1. - *Myographe.* *Cl. Vallin*

ÉTUDE D'UN EFFECTEUR MOTEUR : LE MUSCLE STRIÉ SQUELETTIQUE

En étudiant le rôle du système nerveux dans le comportement moteur d'un animal, nous avons appris que les réactions motrices, qu'il s'agisse de la motricité réflexe ou de la motricité volontaire, sont des réactions déclenchées par l'arrivée d'un influx nerveux aux effecteurs moteurs que sont les muscles. Dès lors la question se pose de savoir comment fonctionnent ces effecteurs qui assurent le mouvement des pièces squelettiques sur lesquelles ils s'insèrent et qui, pour cette raison, sont appelés muscles squelettiques. Mais, avant d'aborder cette question, il est indispensable d'étudier la constitution d'un muscle squelettique.

I. CONSTITUTION D'UN MUSCLE STRIÉ SQUELETTIQUE

Lors de la dissection de la Souris, nous avons déjà eu l'occasion d'observer des muscles squelettiques, masses roses constituant la chair, parmi lesquels, d'après la forme, nous avions pu distinguer, notamment, des muscles en fuseau et des muscles en lame. De même nous avons déjà eu l'occasion d'observer les muscles squelettiques d'une patte de Grenouille, et en particulier le muscle du mollet, ou **gastrocnémien** (fig. 2), et son nerf moteur, le nerf sciatique. Nous savons que ce muscle, de couleur rosée, est un **muscle en fuseau** comprenant une partie renflée, le **ventre,** et des extrémités amincies, blanches, les **tendons.** Le tendon inférieur, par lequel le gastrocnémien s'attache au talon, est très long ; par contre le tendon supérieur, par lequel il s'attache au fémur, est court. Notons encore que le ventre et les tendons sont entourés par une fine **membrane conjonctive,** d'aspect nacré.



Cl. Villeneuve

FIG. 2. - *Nerf sciatique (1) et muscle gastrocnémien (2) de la Grenouille. 3. Tendon inférieur du gastrocnémien.*

Structure macroscopique La structure du muscle strié est particulièrement facile à observer sur un morceau de viande de boucherie, une tranche de « jarret » de Bœuf par exemple (fig. 3). En effet, vous pourrez observer, outre la section du tibia, celle de plusieurs muscles en fuseau et constater que la membrane conjonctive qui les entoure se ramifie à l'intérieur de chaque muscle, formant des cloisons qui divisent les muscles en compartiments de plus en plus petits. Dans ces cloisons, vous pourrez reconnaître des sections de vaisseaux et de nerfs.

Observons la tranche de viande précédente une fois bouillie. Les cloisons conjonctives ont pris une consistance gélatineuse, et l'on peut alors dissocier les muscles en petites colonnes prismatiques parallèles qui se dissocient elles-mêmes en filaments très fins, appelés **fibres musculaires.** Chaque colonne prismatique est donc un faisceau de fibres. Chez l'Homme, la longueur moyenne de ces fibres est de 4 à 5 centimètres et leur diamètre varie entre 50 et 150 microns. La fibre musculaire est donc de 400 à 800 fois plus longue que large.

Cl. Vallin

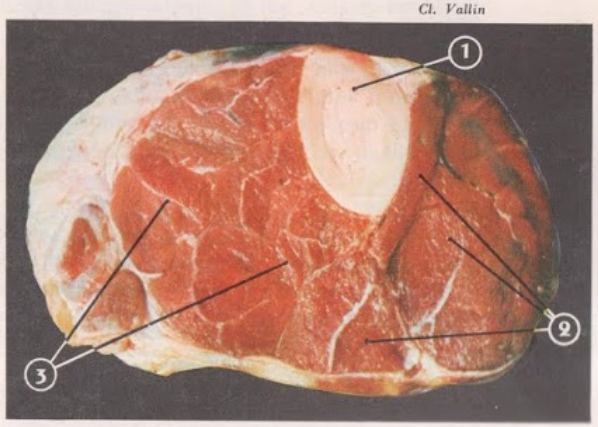
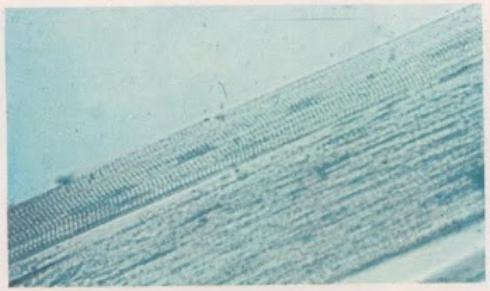


FIG. 3. - *Coupe transversale des muscles dans une jambe de Bœuf. 1. Tibia. 2. Muscles. 3. Cloisons conjonctives.*



Cl. Vallin

FIG. 4. - *Fibres musculaires (muscle de Grenouille) colorées au bleu de méthylène.*

Cl. Noailles

FIG. 5. - *Coupe longitudinale d'un muscle strié (Homme).*

Structure microscopique des fibres musculaires

Pour observer la structure des fibres précédentes, il suffit de les monter dans une goutte d'eau entre lame et lamelle. On peut également opérer sur un muscle de Grenouille formolé dont on détache un fragment que l'on dissocie dans une goutte d'eau en le « peignant » longitudinalement avec une aiguille. Une goutte de bleu de méthylène pourra être ajoutée à la préparation. On voit alors nettement (fig. 4) que les fibres sont striées transversalement, d'où le nom de **muscles striés** que l'on donne encore aux muscles squelettiques.

Des observations à fort grossissement faites sur des fibres de gastrocnémien frais, colorées au bleu de méthylène, ou sur des coupes du commerce (fig. 5) montrent que chaque fibre comprend (fig. 6) :

— une **membrane** très fine ;

— un cytoplasme, appelé **sarcoplasme** (d'un mot grec signifiant muscle) dans lequel se trouvent des mitochondries et de **nombreux noyaux.** Chez les Mammifères, ce cytoplasme est coloré en rouge par une substance voisine de l'hémoglobine : la **myoglobine ;**

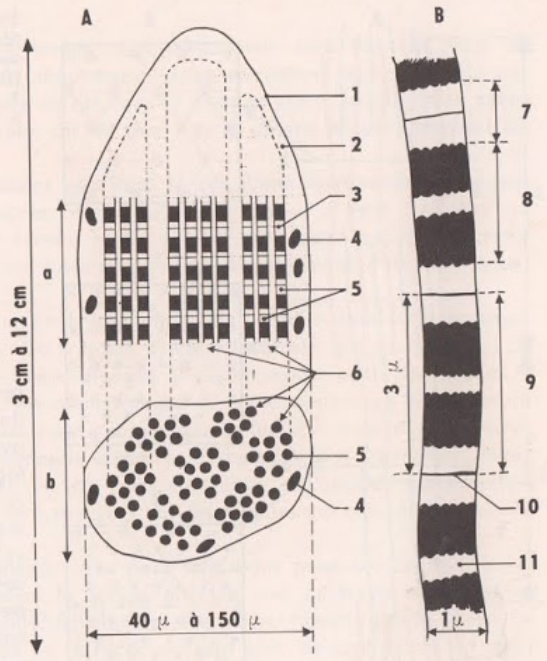
— des fibrilles musculaires, ou **myofibrilles,** groupées en faisceaux, et formées d'une alternance régulière de **disques clairs** et de **disques sombres.** C'est à l'alternance de ces disques, qui se correspondent d'une fibrille à l'autre, que les fibres musculaires doivent leur aspect strié.

Notons que cette structure s'observe particulièrement bien sur les muscles striés d'Insectes. Chaque disque clair y apparaît traversé par une fine ligne sombre, la **strie Z,** et chaque disque sombre par une bande plus claire, la **zone H.** Deux stries Z successives délimitent une portion de myofibrille, appelée **sarcomère,** dont la longueur est de 3 microns environ.

Ultrastructure d'un sarcomère

L'observation au microscope électronique de coupes longitudinales (fig. 8 et 9 A) et de coupes transversales (fig. 7 et 9 B, C, D) a permis de préciser la structure des disques clairs et des disques sombres. Elle révèle dans les myofibrilles la présence de deux sortes de

FIG. 6. - *Structure schématique de la fibre musculaire striée (A) et détail d'une fibrille (B). En A, à l'échelle des fibrilles, la fibre devrait avoir de 6 à 22 cm de large sur 45 à 180 m de long. a. Coupe longitudinale. b. Coupe transversale. 1. Membrane. 2. Cytoplasme (sarcoplasme). 3. Strie Z. 4. Noyau. 5. Fibrilles. 6. Faisceaux de fibrilles. 7. Disque clair. 8. Disque sombre. 9. Sarcomère. 10 Strie Z. 11. Zone H.*



filaments disposés parallèlement et formés de macromolécules protidiques ; les plus épais sont des filaments de **myosine,** les plus minces des filaments d'**actine.**

Sur des coupes transversales on voit nettement que les disques sombres contiennent les deux sortes de filaments, alors que la zone H ne renferme que des filaments de myosine et les disques clairs des filaments d'actine.

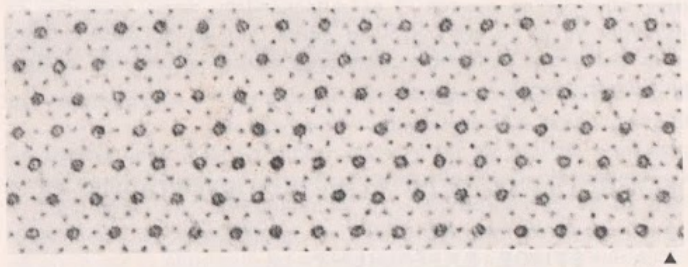


FIG. 7. - *Coupe transversale dans une myofibrille au niveau d'un disque sombre (muscle du vol d'une Mouche; microscope électronique, x 130 000 environ). Les filaments les plus épais (myosine) ont une structure tubulaire ; les filaments les plus minces sont formés d'actine. Observez la disposition des différents filaments.*

FIG. 8. - *Coupe longitudinale d'une portion de myofibrille (muscle d'embryon de Rat ; microscope électronique, x 18 000 environ). Pour l'interprétation, se reporter à la figure 6 B.* ▶

Clichés Auber et Couteaux (Laboratoire de microscopie électronique appliquée à la biologie - C.N.R.S.).

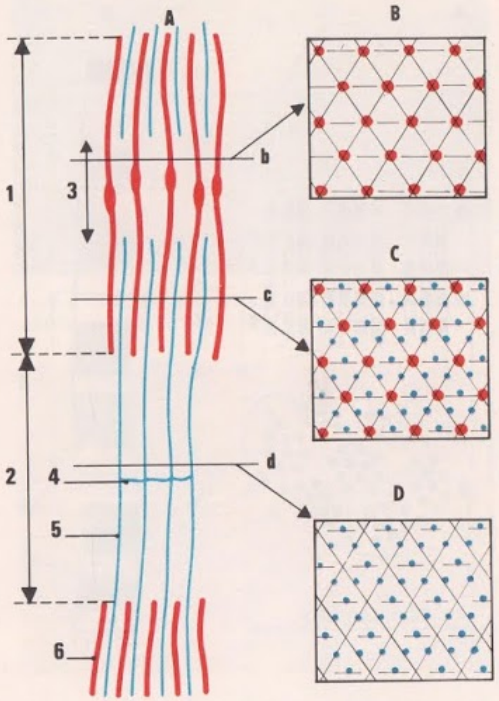


FIG. 9. - *Structure ultramiscroscopique d'une fibrille de fibre musculaire striée, en coupe longitudinale* (A) *et en coupe transversale* (B, C, D). 1. *Disque sombre.* 2. *Disque clair.* 3. *Zone H.* 4. *Strie Z.* 5. *Fibres d'actine.* 6. *Fibres de myosine.*

Innervation des fibres musculaires

Nous savons que chaque muscle reçoit un nerf moteur ; celui-ci pénètre dans le muscle et les fibres nerveuses qui le constituent s'y ramifient de telle façon qu'un axone d'un neurone moteur peut atteindre une ou plusieurs fibres musculaires. Chaque fibre nerveuse et les fibres musculaires qu'elle innerve constituent alors une **unité motrice neuro-musculaire.** Nous savons également (fig. 10, chap. 3, p. 43) que la zone où se fait la jonction entre la fibre nerveuse et la fibre musculaire est appelée **plaque motrice,** et qu'à ce niveau le sarcoplasme est riche en noyaux et en mitochondries, mais dépourvu de myofibrilles. Enfin nous avons vu qu'en cet endroit la gaine cytoplasmique de la fibre nerveuse se raccorde à la membrane de la fibre musculaire et que la gaine de myéline et la gaine de Schwann s'interrompent.

II. PHYSIOLOGIE DU MUSCLE STRIÉ SQUELETTIQUE

A - ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA CONTRACTION MUSCULAIRE

Observation de contractions musculaires

Replions l'avant-bras sur le bras et pendant ce mouvement de flexion palpons le biceps ; nous sentons qu'il se gonfle, devient dur et se raccourcit : **il se contracte.** Pendant ce temps, nous pouvons constater que le triceps s'est allongé, qu'il est devenu moins ferme : il s'est décontracté. Étendons l'avant-bras, nous observons les phénomènes inverses, à savoir la contraction du triceps et la décontraction du biceps. Biceps et triceps, dont les effets sont opposés, sont deux muscles antagonistes.

Recommençons le mouvement de flexion, mais après avoir saisi dans la main un poids d'un kilogramme ; au cours du mouvement, nous constatons que le biceps est plus dur que précédemment. Mais dans ce cas comme dans le précédent, la force développée par le muscle restant constante, on dit que l'on a affaire à une **contraction isotonique.**

Par ailleurs, il est facile de constater que dans le cas d'une contraction isotonique le mouvement de flexion peut présenter des aspects différents : il peut être plus ou moins rapide, plus ou moins ample suivant notre volonté. Il dépend encore de notre volonté que le mouvement de flexion soit suivi, plus ou moins rapidement, d'un mouvement d'extension.

Essayons maintenant de soulever un poids trop lourd. Par exemple, étant assis, essayons de soulever une table avec la main droite, nous sentons le biceps qui se durcit ; il se contracte, mais cette contraction ne s'accompagne d'aucun mouvement parce que le biceps ne peut se raccourcir. Il en est de même lorsque nous maintenons un broc sous un robinet, nous n'effectuons aucun mouvement ; cependant au fur et à mesure que le broc se remplit d'eau nous constatons que le muscle se contracte de plus en plus ; une telle contraction, pendant laquelle la longueur du muscle reste constante, est appelée **contraction isométrique.** De telles contractions sont réalisées par les muscles qui assurent la posture du corps et le maintien de l'équilibre.

Considérons le mouvement de flexion que nous effectuons pour soulever un poids d'un kilogramme ; dans ce mouvement le biceps effectue une contraction isotonique, puisqu'il développe une force constante. Arrêtons ce mouvement avant que le biceps ne soit complètement contracté ; le biceps ne se raccourcissant plus, sa contraction est alors isométrique.

Il découle de ce qui précède que **nos contractions musculaires sont des contractions soutenues** qui présentent des aspects mécaniques variables. Elles ne peuvent être étudiées sans faire appel à des méthodes d'analyse précises, en particulier à des méthodes graphiques, permettant de mesurer l'ampleur, la forme et la durée des phénomènes.

Le myographe

On réalise l'enregistrement graphique de la contraction musculaire au moyen d'un appareil appelé **myographe** (fig. 1 et 10) et, comme les muscles doivent être vivants, on opère sur les muscles d'un animal tué depuis peu de temps, de préférence un animal à température variable comme la Grenouille.

Soit donc une Grenouille dont on a détruit l'encéphale et la moelle épinière afin de supprimer toute sensibilité et toute motricité aussi bien volontaire que réflexe. L'animal est placé sur la planchette du myographe qui supporte les différents leviers inscripteurs, la face ventrale contre le liège. La peau d'une patte étant enlevée, on dégage le gastrocnémien puis le nerf sciatique ; on sectionne alors le tendon inférieur du muscle et, au moyen d'un petit crochet, on attache ce tendon à un fil solidaire d'un **levier constitué par une lame à ressort et un long stylet inscripteur.** L'autre tendon du muscle est fixé sur la planchette au moyen d'une épingle enfoncée dans le genou. Quand le muscle se contracte, il tire sur la lame à ressort ; mais cette dernière empêche le muscle de se raccourcir, si bien que la contraction obtenue est une **contraction isométrique.** En réalité, le muscle se raccourcit (sans cela l'enregistrement serait impossible), mais très faiblement. Le stylet inscripteur doit être très long pour amplifier le mouvement. La courbe obtenue est appelée **myogramme isométrique.**

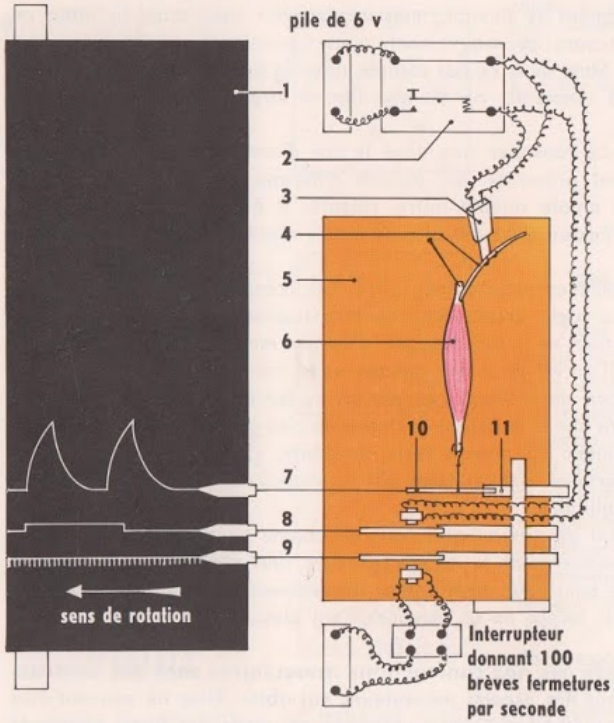


FIG. 10. - *Plan schématique du dispositif permettant l'étude de la contraction isométrique du gastrocnémien. Dans un but de simplification, la Grenouille n'a pas été figurée (voir fig. 1).*

1. *Cylindre enregistreur.* 2. *Interrupteur manuel.* 3. *Excitateur.* 4. *Nerf sciatique.* 5. *Planchette supportant le muscle et les stylets.* 6. *Gastrocnémien.* 7. *Stylet inscripteur.* 8. *Signal.* 9. *Chronographe.* 10. *Lame à ressort.* 11. *Support fixe.*

Nota — *Chaque stylet se compose d'une lame à ressort qui reprend sa position de repos quand elle n'est pas attirée soit par le muscle soit par les électro-aimants.*

La contraction musculaire est déclenchée au moyen d'une excitation électrique portée sur le nerf sciatique (excitation indirecte). Il est également possible d'exciter le muscle directement. Le **circuit d'excitation** comprend :

— un **générateur,** pile de 4,5 volts ou un accumulateur de 6 volts ;

— un **interrupteur,** du type manipulateur morse, qui permet de fermer et ouvrir le circuit à une cadence plus ou moins rapide ;

— un **excitateur,** sur lequel on charge le nerf sciatique ;

— un **signal,** qui inscrit les fermetures et les ouvertures du circuit ; ce signal est constitué d'une lame à ressort qui est attirée par un petit électro-aimant relié aux mêmes bornes que l'excitateur. Notons qu'il est possible de faire varier le voltage du courant d'excitation en interposant un potentiomètre sur le circuit d'excitation.

Le levier solidaire du muscle et le signal inscrivent leurs déplacements sur une feuille de papier, enduite de noir de fumée, qui est fixée sur un cylindre animé d'un mouvement de rotation uniforme et réglable. Pour des mesures précises on enregistre également les mouvements d'un stylet **(chronographe)** attiré 100 fois par seconde par un petit électro-aimant dans lequel le passage du courant d'une batterie de 6 volts est interrompu 100 fois par seconde au moyen d'un interrupteur automatique.

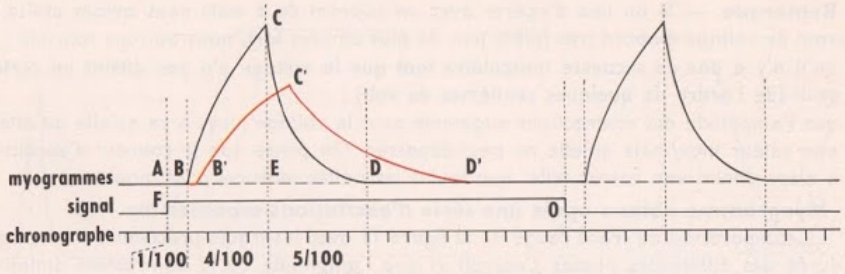


FIG. 11. - *Myogrammes obtenus à la suite d'une fermeture (F) puis d'une ouverture (O) du circuit. Comparaison avec le myogramme (en rouge) obtenu après une série de fermetures et d'ouvertures.*

Remarque. — On peut obtenir des **myogrammes isotoniques** en utilisant un levier auquel on attache un poids de 20 grammes. Quand le muscle se contracte, il tire sur le levier et soulève le poids.

Myogrammes obtenus dans le cas de deux excitations espacées (fig. 11)

Fermons le circuit en appuyant sur l'interrupteur ; le muscle, excité par l'intermédiaire de son nerf, répond par une brève contraction appelée **secousse musculaire,** puis il reste au repos, le courant continuant à passer. Ouvrons le circuit, une nouvelle secousse musculaire se produit. Ce n'est donc pas le passage du courant qui excite le nerf, mais la brusque variation de potentiel qui se produit à la fermeture et à l'ouverture du circuit. En effet, si, à l'aide d'un potentiomètre, on fait varier lentement le voltage du courant, la secousse musculaire ne se produit pas.

L'examen de la courbe correspondant à la secousse obtenue à la fermeture (F) du circuit montre que la secousse musculaire comprend trois phases :

— Une **phase de latence,** pendant laquelle le muscle ne réagit pas. Entre l'instant A, où le circuit est fermé, et l'instant B, où le muscle réagit, il s'écoule en effet un certain temps. Ce **temps perdu** AB qui dure environ 0,01 seconde représente le temps mis par l'influx pour atteindre le muscle et se transmettre du nerf au muscle ; on peut du reste vérifier que le temps perdu est plus court si l'on excite le muscle directement ; le temps perdu correspond aussi à une certaine inertie du muscle. Il s'y ajoute également l'inertie du myographe ;

— Une **phase de contraction,** BC, de l'ordre de 0,04 seconde ; elle correspond au raccourcissement du muscle ; l'**amplitude** de ce raccourcissement est proportionnelle à la longueur du segment CE ;

— Une **phase de relâchement,** CD, correspondant à la décontraction du muscle, sa durée s'échelonne entre 0,05 et 0,1 seconde. On notera que la décontraction est rapide au début, lente à la fin.

L'analyse de ce myogramme nous montre que la secousse musculaire isolée est très rapide, de l'ordre de 0,1 à 0,15 seconde. Une telle contraction expérimentale est donc très différente des contractions soutenues observées lors de la flexion de l'avant-bras sur le bras.

Considérons maintenant la courbe correspondant à la secousse musculaire obtenue à l'ouverture (O) ; nous voyons que cette courbe comporte les mêmes phases que la précédente.

Remarque. — Si au lieu d'opérer avec un courant de 6 volts nous avions utilisé un courant de voltage d'abord très faible puis de plus en plus fort, nous aurions constaté :

— **qu'il n'y a pas de secousse musculaire tant que le voltage n'a pas atteint un certain seuil (de l'ordre de quelques centièmes de volt) ;**

— que l'amplitude des contractions augmente avec le voltage jusqu'à ce qu'elle ait atteint une valeur maximale qu'elle ne peut dépasser. On pense que le courant d'excitation a alors atteint une valeur telle, que toutes les unités motrices sont mobilisées.

Myogramme obtenu après une série d'excitations espacées (fig. 11).

La comparaison du tracé rouge de la figure 11 avec les tracés précédents montre que la durée des différentes phases s'accroît et que l'amplitude de la contraction diminue ; ces modifications sont en rapport avec la fatigue du muscle, la courbe obtenue est appelée **courbe de fatigue.**

Myogrammes obtenus à la suite de deux puis de plusieurs excitations rapprochées (fig. 12)

Portons des excitations à l'aide d'un courant électrique dont le voltage est un peu supérieur au seuil.

Si l'intervalle de temps qui sépare la fermeture et l'ouverture du circuit est légèrement inférieur à la durée d'une secousse, la deuxième excitation atteint le muscle pendant sa phase de relâchement. L'étude du myogramme montre qu'une deuxième secousse, d'amplitude supérieure à la première, se produit alors, avant que le muscle n'ait achevé de se décontracter. L'amplitude de la seconde contraction étant plus grande, tout se passe comme si la deuxième excitation ajoutait ses effets à la première, on dit qu'il y a **sommation**

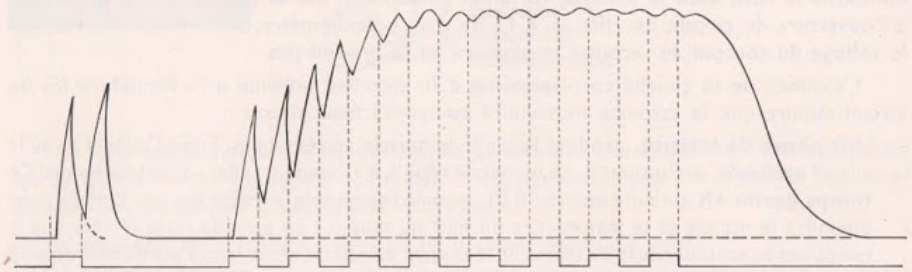


FIG. 12. - *Myogrammes obtenus à la suite d'une fermeture et d'une ouverture puis de plusieurs fermetures et ouvertures rapprochées. La vitesse de rotation du cylindre est plus grande que celle utilisée pour l'enregistrement de la fig. 11.*

des excitations. Le nombre d'unités motrices atteintes par l'excitation est plus grand.

Si l'on soumet le muscle à une série d'excitations espacées les unes des autres comme les deux précédentes, on constate que le tracé prend une allure en escalier, puis décrit un plateau sinueux jusqu'au moment où les excitations cessent. Ce myogramme, que l'on qualifie de **tétanos imparfait,** montre que la contraction du muscle s'accroît progressivement jusqu'à ce qu'elle atteigne une valeur maximale. L'allure sinueuse de la courbe montre que les secousses élémentaires restent distinctes, on dit qu'elles sont incomplètement fusionnées.

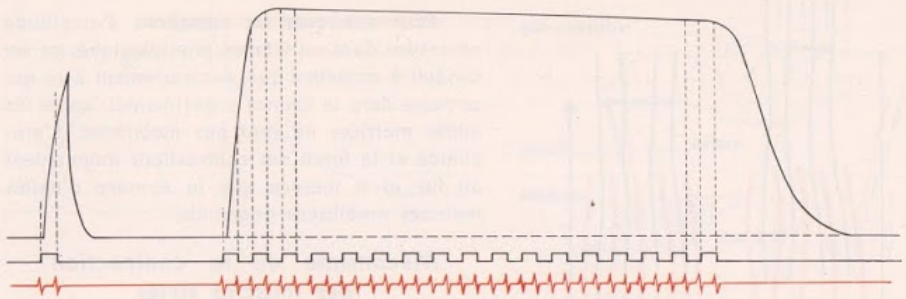


FIG. 13. - *Myogrammes et électromyogrammes obtenus à la suite d'une fermeture et d'une ouverture très rapprochées, puis de plusieurs fermetures et ouvertures très rapprochées.*

Myogrammes obtenus à la suite de deux puis de plusieurs excitations très rapprochées (fig. 13)

Si la fermeture et l'ouverture du circuit sont assez rapprochées pour que l'excitation provoquée par l'ouverture atteigne le muscle pendant la phase de contraction, on constate que l'amplitude de la contraction est plus forte que dans le cas d'une secousse unique, il y a donc encore un phénomène de sommation, mais ici les deux secousses musculaires ne sont plus distinctes : il y a **fusion complète des secousses élémentaires.**

Si l'on envoie dans le muscle une série d'excitations aussi rapprochées les unes des autres que les précédentes, le myogramme (fig. 13) montre que le muscle se contracte régulièrement jusqu'à un maximum ; après quoi il reste ainsi contracté au maximum tant que dure l'excitation, à condition toutefois que celle-ci ne soit pas trop prolongée (fatigue) ; à ce myogramme on donne le nom de **tétanos parfait.**

Notons que dans le tétanos parfait la fusion des secousses n'est complète qu'en apparence, car nous verrons que si l'on inscrit simultanément le myogramme et l'électromyogramme (fig. 13) les variations de potentiel se répètent à la même fréquence que les excitations.

Remarque. — Dans la pratique, pour obtenir des excitations rapprochées et de fréquence régulière on utilise un interrupteur à trembleur. Il faut en effet atteindre le rythme de 30 excitations à la seconde pour obtenir un tétanos parfait du gastrocnémien. Pour les muscles de l'Homme, la fréquence tétanisante est de 40 à 50 excitations à la seconde. On comprend pourquoi le courant alternatif à 50 périodes peut provoquer la mort par tétanisation des muscles respiratoires.

Nature des contractions musculaires normales

Nous avons vu page 103 que nos contractions musculaires sont des contractions soutenues, même les contractions les plus brèves ont une durée supérieure à la durée d'une secousse isolée. Par comparaison avec le tétanos expérimental, nous sommes conduits à penser que nos contractions musculaires sont des **tétanos parfaits.** Les influx que les centres nerveux envoient aux muscles doivent donc se présenter sous la forme de trains d'ondes. Comme dans le cas du tétanos parfait expérimental, la fusion des secousses n'est complète qu'en apparence. En effet, l'auscultation d'un muscle qui se contracte permet d'entendre un son dont la hauteur correspond à 40 vibrations par seconde. Ce son est nettement perceptible sur soi-même quand on serre fortement les mâchoires.

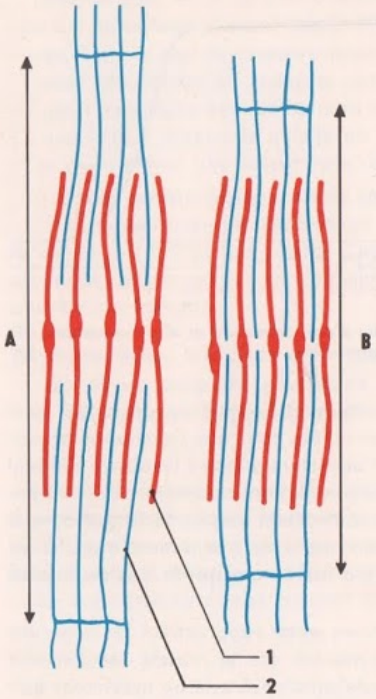


FIG. 14. - *Disposition des fibres de myosine* (1) *et des fibres d'actine* (2) *dans un sarcomère au repos* (A) *et contracté* (B).

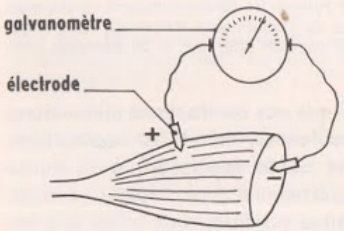


FIG. 15. - *Potentiel de repos d'un muscle.*

Pour expliquer les variations d'amplitude observées dans un tétanos physiologique, on est conduit à admettre que, contrairement à ce qui se passe dans le tétanos expérimental, toutes les unités motrices ne sont pas mobilisées. L'amplitude et la force des contractions augmentent au fur et à mesure que le nombre d'unités motrices mobilisées augmente.

Mécanisme de la contraction des muscles striés

Des observations faites au microscope électronique conduisent à penser que la contraction des myofibrilles, d'où résulte la contraction des fibres, serait due (fig. 14) à un glissement des macromolécules de myosine et d'actine les unes sur les autres. En effet, au niveau des sarcomères contractés, on voit que les filaments d'actine se faisant face se sont rapprochés jusqu'au contact. Il en résulte qu'au cours de la contraction les disques sombres gardent leur longueur, alors que les disques clairs se raccourcissent.

B - DIVERS ASPECTS DU FONCTIONNEMENT DES MUSCLES STRIÉS

Dans le paragraphe précédent, nous avons seulement considéré les phénomènes mécaniques caractéristiques du fonctionnement des muscles. Nous allons voir maintenant que d'autres phénomènes accompagnent le fonctionnement d'un muscle, à savoir des phénomènes électriques, thermiques et chimiques.

Phénomènes électriques

Sur un muscle vivant sectionné, on place deux électrodes (fig. 15) reliées aux deux bornes d'un galvanomètre très sensible, ou, mieux, aux deux bornes d'un oscillographe cathodique. L'une des électrodes étant appliquée sur la surface externe et l'autre sur la section, on observe une différence de potentiel de 0,03 volt ; c'est le **potentiel de repos.** Comme le nerf, le muscle est polarisé positivement en surface, négativement en profondeur.

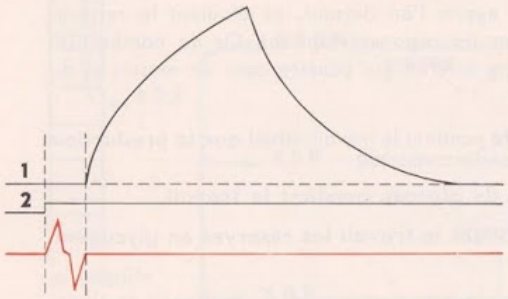


FIG. 16. - *Enregistrement simultané du myogramme* (1) *et de l'électromyogramme* (2) *dans le cas d'une secousse isolée.*

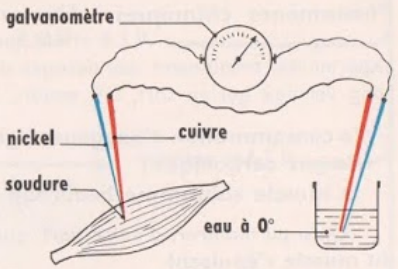


FIG. 17. - *Mesure de la température au moyen d'aiguilles thermo-électriques.*

Si les deux électrodes sont placées à la surface d'un muscle intact, aucun courant ne passe dans le galvanomètre. Mais si l'on excite le muscle, l'aiguille du galvanomètre dévie d'abord dans un sens, puis dans l'autre. Cela montre qu'au point excité la surface s'est dépolarisée, et que cette dépolarisation s'est propagée le long du muscle à la manière d'une onde. La différence de potentiel entre la surface et l'intérieur du muscle s'abaisse à quelques millièmes de volt ; c'est le **potentiel d'action.**

Enregistrons en même temps la contraction du muscle et le potentiel d'action. La superposition du myogramme et de l'électromyogramme obtenus (fig. 16) montre que l'onde de dépolarisation se situe tout entière dans le temps perdu ; elle précède donc la contraction.

Les potentiels enregistrés dans le cas d'un tétanos parfait (fig. 13) restent bien distincts et se répètent à la fréquence des excitations, ce qui prouve que le tétanos parfait est un phénomène discontinu.

Phénomènes thermiques

Il est bien connu qu'un exercice physique réchauffe ; la contraction des muscles s'accompagne donc d'une **production de chaleur.**

Cette production de chaleur peut être étudiée de façon précise au moyen d'**aiguilles thermo-électriques,** aiguilles (fig. 17) qui sont formées de deux métaux différents (cuivre, nickel) soudés bout à bout. Une des aiguilles étant introduite dans le muscle, l'autre est maintenue à une température constante. La différence de température entre les deux soudures se traduit par la production d'un courant électrique dont l'intensité est proportionnelle à la température du muscle.

Ces mesures ont montré que le dégagement de chaleur au cours d'une contraction se fait en deux temps :

— une **chaleur initiale,** qui se dégage pendant la secousse ;

— une **chaleur retardée,** qui se dégage lentement après la contraction.

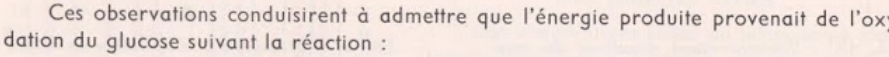
Ces faits ont conduit à penser que le muscle est le siège de deux séries de réactions exothermiques.

Phénomènes chimiques Nous avons appris l'an dernier, en étudiant la respiration, que tous les organes respirent. Or de nombreuses expériences, notamment des dosages du sang artériel qui pénètre dans un muscle et du sang veineux qui en sort, ont montré que :

— **la consommation d'oxygène augmente** pendant le travail, **ainsi que la production de gaz carbonique ;**
— **le muscle consomme beaucoup plus de glucose pendant le travail.**

On a pu montrer, d'autre part, que **pendant le travail les réserves en glycogène du muscle s'épuisent.**

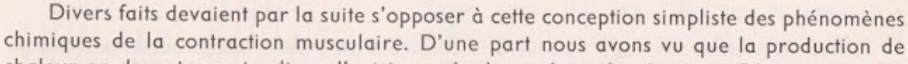
Ces observations conduisirent à admettre que l'énergie produite provenait de l'oxydation du glucose suivant la réaction :



$$C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 \longrightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_2O + \text{énergie}$$

Divers faits devaient par la suite s'opposer à cette conception simpliste des phénomènes chimiques de la contraction musculaire. D'une part nous avons vu que la production de chaleur en deux temps implique l'existence de deux séries de réactions. D'autre part des expériences ont montré que le muscle est capable de se contracter en milieu privé d'oxygène (milieu anaérobie) avec cependant cette différence qu'il se fatigue plus vite. Ce dernier fait plaide en faveur de l'existence de deux catégories de réactions qui seraient, les unes anaérobies, les autres aérobies.

Des recherches récentes ont montré que les phénomènes chimiques qui se produisent font intervenir de **l'acide adénosine-triphosphorique, ou ATP.** L'ATP possède de l'énergie « stockée » dans des liaisons chimiques et libérée par la rupture de ces liaisons.



ATP	⟶	ADP	+ P	+ 8 kcal
acide adénosine-triphosphorique		acide adénosine-diphosphorique	acide phosphorique	

L'hydrolyse de l'ATP (réaction anaérobie), catalysée par le complexe actine-myosine en présence d'ions Mg^{++} et Ca^{++}, **produit de l'énergie, mais l'ATP doit être régénéré.** Pour cette régénération, il existe plusieurs voies (fig. 18) :

Voie rapide anaérobie. Réaction 1. Deux molécules d'ADP redonnent une molécule d'ATP et une molécule d'AMP (acide adénosine-monophosphorique) grâce à une enzyme propre aux cellules musculaires.

Réaction 2. Les fibres musculaires renferment un autre composé riche en énergie, l'acide créatine-phosphorique, ou **phosphagène.** Une molécule d'ADP redonne une molécule d'ATP aux dépens du phosphagène transformé lui-même en créatine. La reconstitution du phosphagène se fera principalement à partir de l'énergie fournie par la réaction 4.

Voie moyenne anaérobie. Réaction 3. La **dégradation du glycogène et du glucose** (glycolyse), catalysée par une série d'enzymes, aboutit à la formation d'**acide pyruvique** avec libération d'énergie permettant la reconstitution d'ATP. En l'absence d'oxygène, l'acide pyruvique est réduit en acide lactique ; quand le muscle est revenu au repos, une partie de l'acide lactique (1/5) est oxydée et participe à la reconstitution de l'ATP, l'autre partie (4/5) redonne du glycogène.

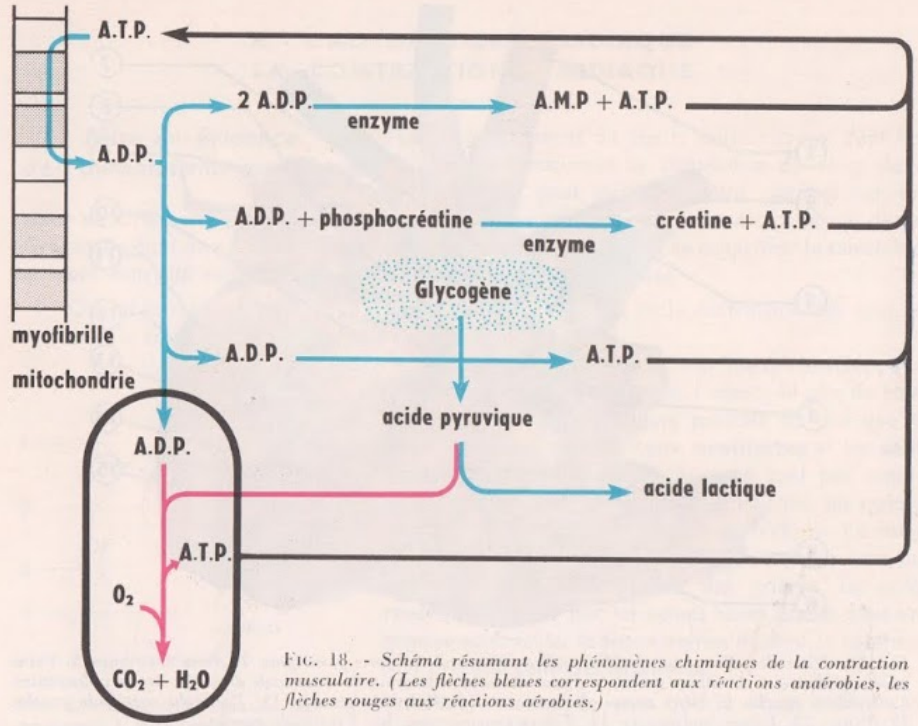


FIG. 18. - *Schéma résumant les phénomènes chimiques de la contraction musculaire. (Les flèches bleues correspondent aux réactions anaérobies, les flèches rouges aux réactions aérobies.)*

Voie lente aérobie. Réaction 4. En présence d'oxygène, **l'acide pyruvique est oxydé au niveau des mitochondries.** L'énergie produite permet la reconstitution de l'ATP et du phosphagène.

Les phénomènes chimiques peuvent se résumer ainsi :

— hydrolyse de l'ATP ;
— ensemble de réactions assurant sa régénération.

Globalement, c'est le glycogène qui fait les frais de cette régénération. Le glycogène est reconstitué par le glucose qu'apporte le sang. On voit, d'autre part, que sans oxygène le fonctionnement musculaire devient rapidement impossible.

CONCLUSION

Bien que l'étude des divers aspects du fonctionnement musculaire que nous venons de faire soit loin d'être complète, elle nous donne une idée de la complexité du fonctionnement de notre organisme. De nombreuses réactions, déclenchées par l'influx nerveux, s'imbriquent et sont la source des diverses formes de l'activité musculaire et des phénomènes thermiques qui les accompagnent.

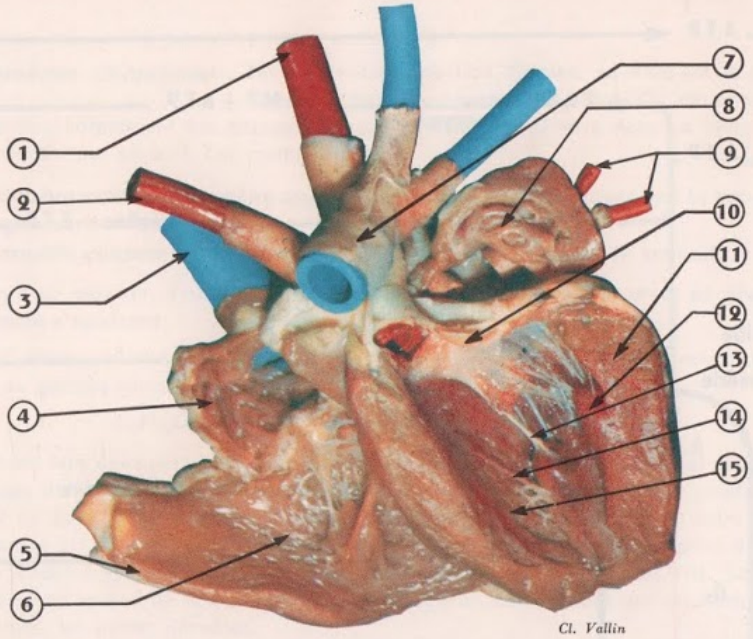


FIG. 1. - *Dissection d'un cœur de Mammifère (Mouton).* 1. *Aorte principale.* 2. *Aorte antérieure.* 3. *Veine cave supérieure.* 4. *Oreillette droite.* 5. *Paroi du ventricule droit.* 6. *Ventricule droit.* 7. *Artère pulmonaire.* 8. *Oreillette gauche.* 9. *Deux veines pulmonaires.* 10. *Valvule sigmoïde.* 11. *Paroi du ventricule gauche.* 12. *Pilier.* 13. *Fibres tendineuses.* 14. *Fibres transversales.* 15. *Ventricule gauche.*

L'UNITÉ PHYSIOLOGIQUE DE L'ORGANISME : L'ACTIVITÉ CARDIAQUE

Nous avons vu, au début de cet ouvrage, que l'organisme animal est formé d'organes groupés en appareils accomplissant chacun des fonctions bien déterminées. Mais une fonction peut-elle être envisagée séparément ? Ou le fonctionnement de l'organisme doit-il être considéré comme un tout homogène ?

Nous savons déjà que le système nerveux règle le fonctionnement des organes ; l'étude de l'activité cardiaque va nous permettre de constater que la régulation du fonctionnement d'un organe est réalisée par des mécanismes très précis, dans lesquels le système nerveux n'est pas seul à intervenir. Cette étude nous donnera également une bonne idée de l'unité fonctionnelle de l'organisme.

A - L'AUTOMATISME CARDIAQUE LA CONTRACTION CARDIAQUE

Mise en évidence de l'automatisme cardiaque

Le fonctionnement du cœur, muscle creux dont les contractions assurent la circulation du sang dans l'organisme, peut facilement être observé sur un cœur de Grenouille. Pour voir le cœur, il suffit en effet d'ouvrir la cavité générale d'une Grenouille dont on a détruit l'encéphale et la moelle épinière afin de supprimer la sensibilité et toute motricité volontaire ou réflexe des muscles squelettiques.

On est immédiatement frappé par le fait que, en dépit de la destruction des centres nerveux, le cœur bat sur un rythme en apparence régulier.

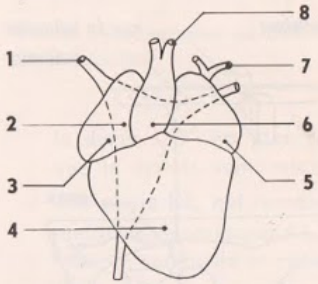


FIG. 2. - *Cœur de Grenouille, face antérieure.* 1. *Veine cave supérieure.* 2. *Sinus veineux.* 3. *Oreillette droite.* 4. *Ventricule.* 5. *Oreillette gauche.* 6. *Bulbe artériel.* 7. *Veines pulmonaires.* 8. *Artères.*

Le péricarde, sac à paroi très fine qui enveloppe le cœur, gênant les observations, incisons-le afin de bien dégager le cœur. Il est alors possible de voir que le cœur comprend (fig. 2) **deux oreillettes** et **un seul ventricule** dont les contractions ne sont pas simultanées ; la contraction des deux oreillettes, ou systole auriculaire, précède la systole ventriculaire. Le sang chassé par la contraction du ventricule passe dans un **bulbe artériel** d'où partent des artères. Le sang revenant au cœur par les veines caves arrive dans un organe contractile, le **sinus veineux,** dont la contraction précède celle des oreillettes.

Nous venons de voir que le cœur continue à battre en dépit de la destruction des centres nerveux. Isolons le cœur, en sectionnant les vaisseaux le plus loin possible de cet organe, puis plongeons-le dans un verre de montre contenant une solution de chlorure de sodium à 8 ‰. Il continue à battre, preuve que l'origine des battements se trouve dans le cœur lui-même. Le cœur fonctionne donc de façon autonome, et l'on peut parler **d'automatisme cardiaque.**

Le cœur isolé pourra battre plus longtemps si l'on remplace la solution de NaCl par du liquide de Ringer dont la composition est la suivante :

NaCl	6,5 g	$NaHCO_3$	0,2 g
KCl	0,14 g	NaH_2PO_4	0,2 g
$CaCl_2$	0,12 g	H_2O	1 000 cm³

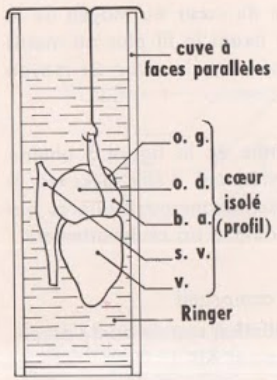


FIG. 3. - *Mise en évidence de l'automatisme cardiaque.*

Notons que l'on peut observer le fonctionnement du cœur isolé en le suspendant, au moyen d'un crochet (fig. 3), dans une cuve à faces parallèles remplie de liquide de Ringer. En mettant la cuve à l'emplacement du passe-vues d'une lanterne à projections, on pourra projeter l'ombre du cœur sur un écran, ce qui permet l'observation collective.

Que le cœur soit observé en place ou isolé, directement ou par projection, il est fort difficile d'apprécier la durée, l'ampleur, la forme des différentes phases du fonctionnement cardiaque, d'où la nécessité de faire appel à des méthodes graphiques. L'étude graphique des contractions cardiaques se fait à l'aide du cardiographe.

Remarque. — Il est possible d'isoler un cœur de Mammifère pour mettre en évidence son automatisme, mais l'expérimentation est plus délicate. Par les vaisseaux sanguins qui irriguent le cœur (vaisseaux coronaires), il faut faire circuler à température et pression constantes un liquide nourricier riche en oxygène.

Le cardiographe

On réalise l'enregistrement graphique des battements cardiaques au moyen d'appareils appelés **cardiographes.** Un appareil couramment utilisé est le **cardiographe à balancier** (fig. 4) qui se compose d'un levier mobile autour d'un axe, et terminé par un stylet dont les déplacements s'inscrivent sur le papier noirci d'un cylindre enregistreur. Un fil auquel est attachée une fine pince métallique, dite serre-fine, permet de relier le cœur au balancier.

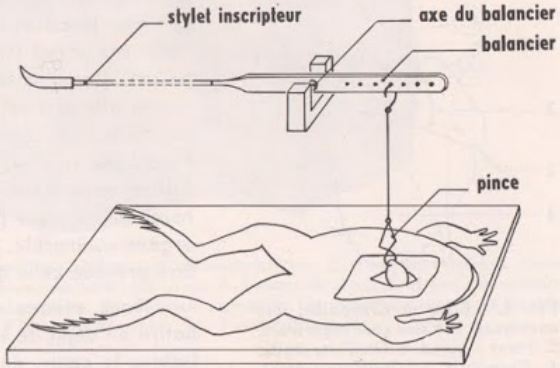


FIG. 4. - *Cardiographe à balancier.*

Le cœur d'une Grenouille, dont l'encéphale et la moelle épinière ont été détruits, étant mis à nu et le péricarde sectionné, il suffit de pincer la pointe du cœur au moyen de la serre-fine. On règle l'amplitude des mouvements du levier en fixant le fil plus ou moins loin de l'axe de rotation, on règle également la tension du levier sur le cœur au moyen d'un morceau de pâte à modeler que l'on fixe sur le levier.

Analyse d'un cardiogramme normal

Observons le cardiogramme de la figure 5 obtenu dans les conditions qui viennent d'être décrites. Il est formé d'une série d'oscillations particulières qui correspondent aux battements. Considérons le tracé correspondant à un seul battement : il présente deux courbes successives d'amplitude différente.

La courbe ABC, correspondant à l'activité des oreillettes, comprend :

— Une portion ascendante AB, qui représente la systole des oreillettes, systole dont l'amplitude est proportionnelle à BB′. Sa durée correspond au segment AB′ ;

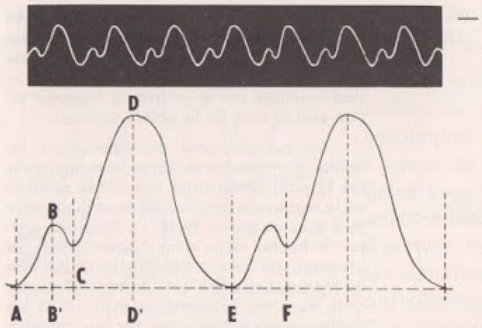


FIG. 5. - *Cardiogramme normal de Grenouille et analyse du tracé.*

— Une portion BC, qui représente le début de la décontraction des oreillettes ou diastole auriculaire. La durée de cette diastole correspond en effet à B′E, puisque la diastole correspond à la période comprise entre deux systoles consécutives. La diastole étant une période inactive, donc de repos, on voit que les oreillettes se reposent plus qu'elles ne travaillent.

La courbe CDE, correspondant au fonctionnement du ventricule, comprend :

— Une portion ascendante CD, qui représente la systole ventriculaire, systole dont l'amplitude, proportionnelle à DD′, est plus forte que celle des oreillettes, et dont la durée CD′ est plus grande que la durée de la systole auriculaire. On notera que la systole ventriculaire débute avant la fin de la décontraction de l'oreillette ;

— Une phase DE, qui représente la décontraction du ventricule. La durée de la diastole ventriculaire correspond à la longueur du segment D′F. On voit que, comme les oreillettes, le ventricule se repose plus qu'il ne travaille, ce qui explique que le cœur soit infatigable.

Si l'on veut connaître la durée exacte des différentes phases, il faut enregistrer séparément les contractions des oreillettes et du ventricule. Les temps sont donnés par un chronographe (voir p. 104).

Remarque. — L'étude graphique du fonctionnement cardiaque peut être appliquée à l'Homme. Il existe plusieurs méthodes :

— **Cardiographie externe au moyen du cardiographe de Marey.** Cet appareil (fig. 6) comprend un **tambour explorateur** et un tambour inscripteur appelé **capsule de Marey.**

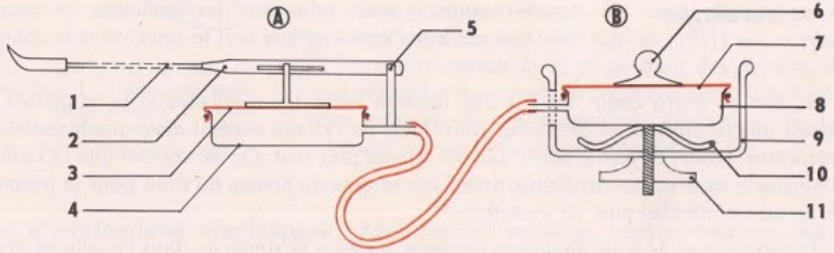


FIG. 6. - *Cardiographe de Marey pour l'Homme* (B) *et tambour inscripteur* (A). 1. *Stylet inscripteur.* 2. *Levier.* 3. *Membrane de caoutchouc.* 4. *Boîte métallique.* 5. *Axe du levier.* 6. *Bouton palpeur.* 7. *Membrane de caoutchouc.* 8. *Boîte métallique.* 9. *Boîtier supportant la capsule manométrique* (6, 7, 8). 10. *Ressort.* 11. *Vis de réglage.*

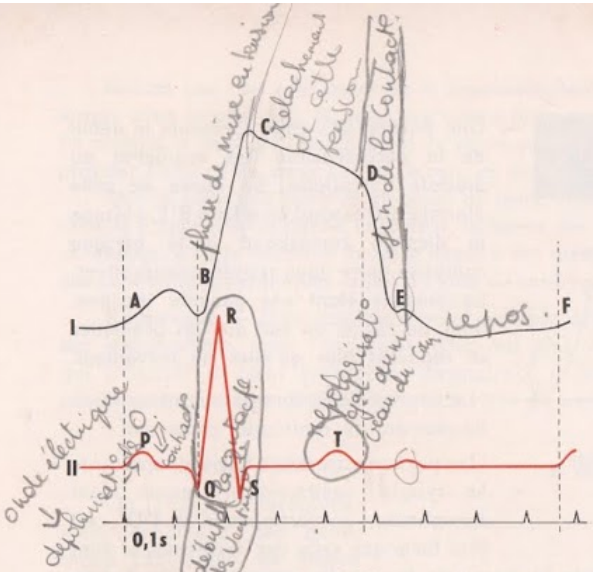


FIG. 7. - *Cardiogramme externe* (I) *comparé à l'électrocardiogramme* (II) *chez l'Homme.*

Le tambour explorateur se compose d'une petite boîte métallique, appelée capsule, fermée par une membrane de caoutchouc munie d'un bouton palpeur que l'on applique sur la poitrine à l'endroit où l'on sent le choc de la pointe du cœur.

La capsule peut coulisser dans un boîtier dont les bords libres sont appliqués sur la poitrine du sujet. Suivant la position de la capsule la pression du bouton palpeur sera plus ou moins forte. Le choc du cœur sur le bouton détermine des variations de pression qui sont transmises à la capsule de Marey. La membrane de caoutchouc de cette dernière supporte un stylet dont les déplacements s'inscriront sur un cylindre enregistreur.

Le cardiogramme obtenu (fig. 7) montre une phase AB correspondant à l'activité des oreillettes, une phase BCDE correspondant à l'activité des ventricules, une phase EF correspondant à une période d'arrêt simultané des oreillettes et des ventricules. La légère oscillation observée en E correspond à la fermeture des valvules sigmoïdes situées au point de départ des artères.

— **Électrocardiographie.** Cette méthode est très employée en pratique médicale, car elle permet de déceler des anomalies du fonctionnement cardiaque. L'électrocardiographie est basée sur le fait que le fonctionnement du muscle cardiaque s'accompagne, comme celui de tous les muscles, de phénomènes électriques de dépolarisation avec formation de courants d'action ; ces courants se propagent dans tout le corps. Il est donc possible d'enregistrer les phénomènes électriques en plaçant des électrodes sur la peau. L'électrocardiogramme humain (fig. 7) présente cinq phases conventionnellement désignées par les lettres P Q R S T.

— **Cardiographie interne.** Il existe une autre méthode cardiographique, employée en médecine, qui consiste à mesurer la pression du sang à l'intérieur des cavités de la moitié droite du cœur. Par une veine du bras on introduit dans le cœur un tube souple à parois inextensibles ; à chaque contraction, du sang entre dans le tube, la poussée exercée par le sang est enregistrée à l'autre extrémité du tube.

Siège de l'automatisme cardiaque

Si, sur un cœur de Grenouille en place, on fait une ligature entre le sinus veineux et les oreillettes, on constate que le cœur s'arrête et que seul le sinus veineux continue à battre.

Si, sur un autre cœur, on fait une ligature entre les oreillettes et le ventricule, on constate que le sinus et les oreillettes conservent un rythme normal alors que le ventricule, après s'être arrêté, se met à battre sur un rythme plus lent. On en conclut que l'excitation qui amène la contraction cardiaque prend son origine au niveau du sinus pour se propager ensuite aux oreillettes puis au ventricule.

La découverte de trois ganglions nerveux, un dans le sinus, un dans l'oreillette droite, un dans le ventricule devait conduire à penser qu'ils jouent le rôle de centres moteurs du cœur.

Cependant de tels ganglions n'existent pas dans le cœur des Mammifères chez qui les cellules nerveuses sont disséminées dans le myocarde. Le myocarde (muscle cardiaque)

est fait de fibres musculaires striées formant un réseau et traversées par des cloisons en escalier appelées stries scalariformes (fig. 8).

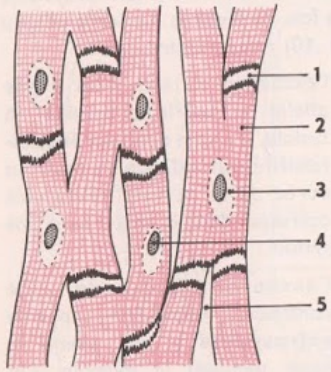


FIG. 8. - *Fibres musculaires du myocarde.* 1. *Strie scalariforme.* 2. *Fibre striée.* 3. *Sarcoplasme.* 4. *Noyau.* 5. *Conjonctif.*

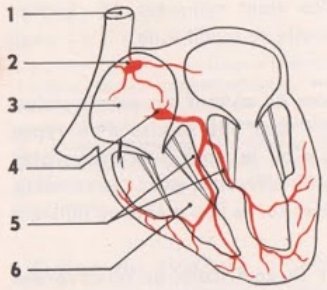


FIG. 9. - *Tissu nodal du cœur des Mammifères.* 1. *Veine cave supérieure.* 2. *Nœud sinusal.* 3. *Oreillette droite.* 4. *Nœud septal.* 5. *Faisceau de His.* 6. *Ventricule droit.*

Par contre, on trouve dans le myocarde des Mammifères un tissu spécial, le **tissu nodal,** fait de fibres cardiaques pauvres en fibrilles et ayant conservé l'aspect de cellules musculaires embryonnaires. Ce tissu, bien individualisé (fig. 9), forme un premier amas dans la paroi de l'oreillette droite au point d'arrivée des veines caves : c'est le **nœud sinusal.** Un deuxième amas est situé au niveau de la cloison auriculo-ventriculaire droite, c'est le **nœud septal ;** il se prolonge par un **faisceau** (faisceau de His) qui se divise en deux branches qui vont se ramifier dans la paroi de chaque ventricule.

Or on a observé que, dans un battement cardiaque, la contraction des fibres musculaires débute en un point qui correspond exactement au nœud sinusal. A partir de ce point, la systole s'étend aux oreillettes, puis elle atteint le nœud septal et se continue dans les ventricules par le faisceau. Le rôle du faisceau a été démontré chez le Chien où sa section entraîne une dissociation du rythme auriculo-ventriculaire. De telles dissociations du rythme ont également été observées chez l'Homme à la suite de lésions.

Bien que le tissu nodal renferme des neurones, on pense que **l'automatisme cardiaque est une propriété spécifique du tissu nodal dont les cellules, en raison de leur caractère embryonnaire, auraient conservé la propriété de se contracter rythmiquement.**

Signalons en faveur de cette explication les travaux du docteur Alexis Carrel (1911) qui a réussi à faire vivre en culture, et pendant des années, des cellules et des fragments de cœur d'embryon de Poulet. Ces cellules et ces fragments, dépourvus de tout élément nerveux, battaient rythmiquement.

Effet d'excitations électriques sur le rythme cardiaque

Réalisons le montage cardiographique représenté par la figure 4 mais complétons-le d'un circuit d'excitation semblable à celui utilisé pour l'excitation électrique du muscle. Ce circuit comprend donc : un générateur (pile de 6 volts), un interrupteur, un excitateur et un signal relié aux mêmes bornes que l'excitateur (on prendra un excitateur à pointes dont on réglera l'écartement).

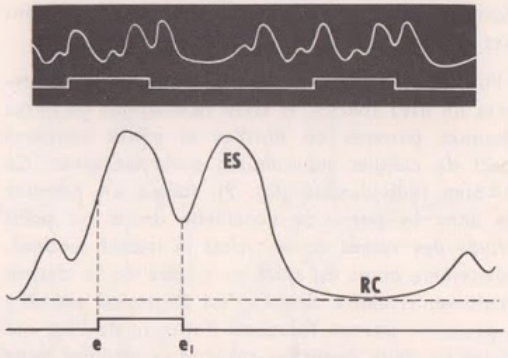


FIG. 10. - *Cardiogramme de Grenouille montrant l'inexcitabilité du cœur en systole* (e) *et son excitabilité en diastole* (e_1). ES : *extrasystole.* RC : *repos compensateur.*

Appliquons l'excitateur sur le ventricule puis fermons et ouvrons le circuit de telle façon que le ventricule soit excité une fois en systole, une fois en diastole. Le tracé obtenu (fig. 10) nous montre que :

— l'excitation est sans effet si elle atteint le ventricule pendant la systole. Il existe donc une **inexcitabilité périodique** du cœur, la durée de la période réfractaire correspondant à la durée d'une systole ;

— l'excitation provoque une contraction immédiate, appelée **extrasystole** si elle atteint le cœur pendant la diastole. On remarque de plus que l'extrasystole est suivie d'un repos plus long, appelé **repos compensateur,** dont la durée est telle que la systole suivante se produit au moment précis où elle se serait normalement produite s'il n'y avait pas eu excitation. Ce fait montre que l'excitation, en provoquant l'extrasystole, a rendu le cœur réfractaire à la stimulation venant normalement du sinus et que seule la 2e stimulation, qui arrive pendant la diastole, est efficace. Les stimulations sinusales étant rythmées, la réaction à cette 2e stimulation se produit donc au moment précis où elle se serait faite s'il n'y avait pas eu d'excitation.

Portons maintenant les excitations sur le sinus. Là encore on obtient des extrasystoles, uniquement pendant la diastole, mais ces extrasystoles ne sont pas suivies d'un repos compensateur, il y a ainsi un décalage des contractions, d'où le nom d'**extrasystoles décalantes** donné à ces contractions supplémentaires. Cette différence avec les résultats précédents s'explique par le fait que les excitations sont portées sur le lieu même où naissent les impulsions motrices.

Notons que si l'on porte des excitations répétées sur le ventricule, on observe des extrasystoles, mais que, contrairement à ce qui se produit pour les muscles squelettiques, **le cœur ne se tétanise pas.**

B - ACTION DU SYSTÈME NERVEUX SUR LE RYTHME CARDIAQUE

Il est facile de constater sur soi-même que le rythme cardiaque s'accélère à la suite d'un effort. Les mêmes observations peuvent être faites sur un animal comme le Chien. Par contre, on constate qu'un Chien sur lequel tous les filets innervant le cœur ont été sectionnés tombe d'épuisement au moindre effort ; le cœur continue à battre sur le même rythme qu'au repos. C'est la preuve que le système nerveux exerce une action sur le

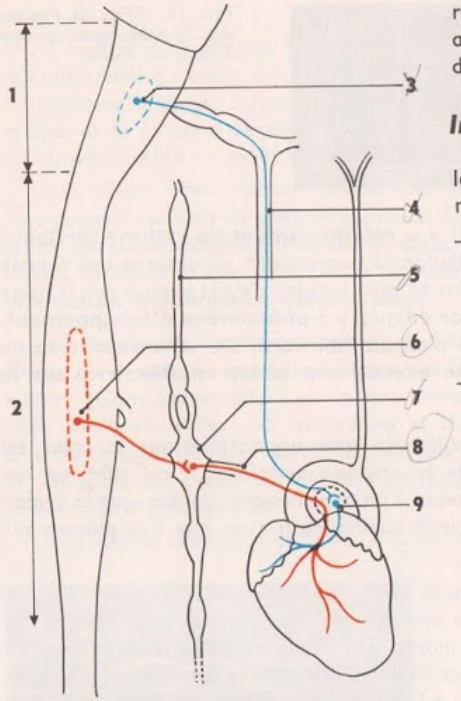


FIG. 11. - *Les nerfs cardiaques centrifuges, schéma. En bleu, fibres parasympathiques ; en rouge, fibres orthosympathiques.* 1. *Bulbe.* 2. *Moelle épinière cervico-dorsale.* 3. *Centre cardio-modérateur.* 4. *Pneumogastrique.* 5. *Chaîne ganglionnaire sympathique.* 6. *Centre cardio-accélérateur.* 7. *Ganglion étoilé.* 8. *Nerf orthosympathique.* 9. *Plexus cardiaque.*

rythme cardiaque. Avant d'étudier cette action, voyons donc quelle est l'innervation du cœur.

Innervation du cœur

Chez les Mammifères (fig. 11) le cœur est innervé par deux sortes de filets nerveux :

— Des **filets nerveux** qui se détachent des **nerfs pneumogastriques** (10e paire de nerfs crâniens), nerfs émergeant du bulbe rachidien ; ils appartiennent au **système parasympathique ;**

— Des **filets nerveux émanant** principalement **du ganglion étoilé** de la chaîne ganglionnaire sympathique, mais **ayant leur origine dans la région cervico-dorsale de la moelle épinière.** Ces filets nerveux appartiennent au **système orthosympathique ;** ils constituent les **nerfs cardiaques sympathiques.**

Les fibres des nerfs sympathiques et les filets parasympathiques venant du pneumogastrique forment au niveau du cœur un enchevêtrement qui constitue le **plexus cardiaque.**

Chez la Grenouille les filets orthosympathiques s'unissent aux filets parasympathiques du pneumogastrique (ou nerf vague), ce dernier est donc en fait un **nerf vago-sympathique.**

Action du système nerveux cardiaque

L'action des nerfs cardiaques peut être étudiée de deux manières : soit par excitation électrique, soit par section ; on peut également porter des excitations sur les territoires d'origine des nerfs. Cette étude peut se faire sur la Grenouille, comme nous le verrons page 123, mais pour ce qui est du rôle du pneumogastrique, il est plus facile d'opérer sur la Tortue. On peut également opérer sur des Mammifères, sur le Chien, par exemple, mais les expériences sont plus délicates à réaliser.

a) **Action du pneumogastrique.**

— **Chez la Tortue.** Le cœur est mis à nu puis relié à un cardiographe à balancier comme pour la Grenouille. Le pneumogastrique est dégagé puis placé sur un excitateur à crochet. On utilise le circuit d'excitation déjà décrit, mais en remplaçant l'interrupteur manuel par un interrupteur à trembleur qui donne des excitations rapprochées.

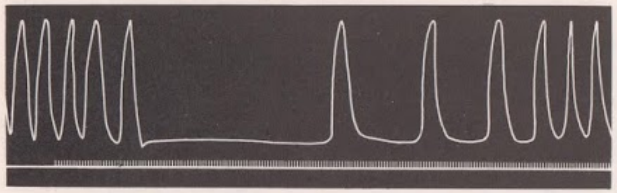


FIG. 12. *Effets de l'excitation du pneumogastrique sur le cœur de Tortue.*

Le tracé obtenu (fig. 12) montre qu'il y a **ralentissement du rythme** cardiaque puis **arrêt du cœur en diastole.** L'excitation se poursuivant, on observe une reprise des contractions, d'abord lente puis de plus en plus rapide; c'est la preuve que le cœur échappe à l'action du pneumogastrique : on dit qu'il y a **phénomène d'échappement.** On observera que l'effet des excitations n'est pas immédiat. De cette expérience on peut conclure que **le pneumogastrique exerce une action modératrice sur le rythme cardiaque.**

— **Chez le Chien.** Chez cet animal, l'action du pneumogastrique sur le cœur est mise en évidence par enregistrement de la pression artérielle. A cet effet, sur un animal ayant reçu une injection intraveineuse d'un anesthésique, on dissèque la région du cou puis on dégage l'un des deux nerfs pneumogastriques, que l'on placera sur l'excitateur.

Dans la carotide, on introduit une canule reliée à un manomètre à mercure (fig. 13). La branche et le tube reliés à la canule sont remplis d'un liquide anticoagulant, les variations de pression sont inscrites au moyen d'un stylet solidaire d'un flotteur. Le tracé (fig. 14) comprend deux sortes d'oscillations : des grandes oscillations d'origine respiratoire, des petites qui correspondent à la pression ; la fréquence de ces dernières est en rapport avec le rythme cardiaque.

FIG. 13. - *Montage pour la mesure et l'enregistrement graphique de la pression artérielle chez le Chien. 1. Stylet inscripteur. 2. Flotteur. 3. Manomètre à mercure. 4. Carotide. 5. Canule introduite dans la carotide. 6. Liquide physiologique anticoagulant.*

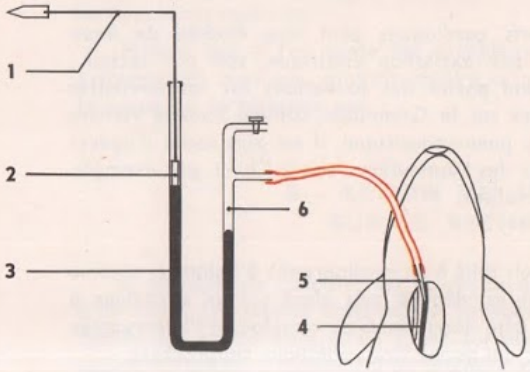
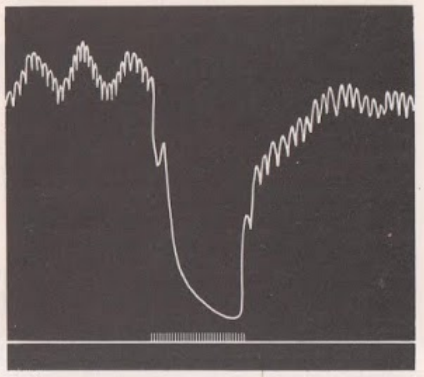


FIG. 14. - *Effets de l'excitation du pneumogastrique sur la pression artérielle chez le Chien.*



L'analyse du tracé (fig. 14) montre que l'excitation du pneumogastrique provoque un ralentissement du cœur et une chute de la pression artérielle, preuve que l'énergie des contractions diminue. Lorsque les excitations cessent, le cœur reprend lentement son rythme et la pression remonte progressivement. Si l'on avait poursuivi les excitations, on aurait observé un arrêt prolongé du cœur puis un phénomène d'échappement.

Les mêmes effets peuvent être obtenus en excitant directement la région du bulbe d'où naissent les filets du pneumogastrique. Dans cette région du bulbe se trouve donc un centre cardio-modérateur. Notons, de plus, que si l'on sectionne les deux pneumogastriques, on observe une accélération du cœur, preuve que **le pneumogastrique exerce une action modératrice permanente.**

b) **Action de l'orthosympathique.** Cette action peut être mise en évidence chez le Chien au moyen d'excitations portées sur le ganglion étoilé. Le tracé obtenu (fig. 15) montre qu'une brève série d'excitations entraîne une accélération du rythme cardiaque ; cette accélération n'est pas immédiate et elle se poursuit après la fin des excitations. **L'orthosympathique a donc une action accélératrice sur le rythme cardiaque.** Si l'on porte des excitations pendant un temps assez long, on constate qu'il n'y a pas de phénomène d'échappement.

Les mêmes effets sont observés à la suite d'excitations directes de la région cervico-dorsale de la moelle d'où émanent les fibres orthosympathiques. Dans cette région se trouve donc un **centre cardio-accélérateur.**

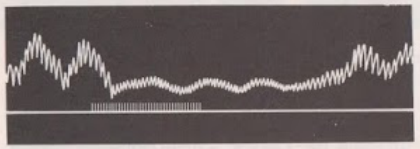


FIG. 15. - *Effets de l'excitation du ganglion étoilé sur le rythme cardiaque chez le Chien.*

Notons que la section des nerfs sympathiques cardiaques se traduit par un ralentissement du cœur ; c'est la preuve que l'**orthosympathique exerce une action tonique permanente.**

C - ACTION DE L'ACÉTYLCHOLINE ET DE L'ADRÉNALINE SUR LE RYTHME CARDIAQUE

L'action de ces deux substances produites par l'organisme peut être étudiée, soit par observation directe, soit au moyen de la cardiographie.

Observation directe On peut opérer sur un cœur de Grenouille isolé en utilisant le montage représenté par la figure 3. La cuve étant mise à l'emplacement du passe-vues d'une lanterne à projections, les battements du cœur sont bien visibles. Si dans cette cuve on ajoute quelques gouttes d'une solution d'**adrénaline,** on constate que **le rythme cardiaque s'accélère** et que **les contractions sont plus énergiques.** Vidons alors la cuve et remplissons-la de liquide de Ringer, le cœur reprend son rythme.

Si nous ajoutons dans la cuve quelques gouttes d'une solution d'**acétylcholine,** on observe un **ralentissement des battements,** les contractions sont de moins en moins énergiques et **le cœur s'arrête en diastole.**

Étude cardiographique Pour enregistrer les effets de l'acétylcholine et de l'adrénaline au moyen du cardiographe, on emploie la technique de **perfusion** qui consiste à faire circuler le liquide de Ringer dans le cœur isolé. Le liquide est contenu dans un réservoir dont l'extrémité en forme de canule est introduite dans le sinus veineux comme le montre la figure 19 ; une ligature faite sur la veine cave supérieure maintient le cœur sur la canule. Les veines caves inférieures étant ligaturées, le liquide qui entre dans le cœur ressort par le bulbe artériel. La canule est fixée sur un support, puis on relie le cœur au cardiographe en pinçant la pointe du ventricule (pour que les mouvements du balancier se fassent dans le même sens que dans les montages précédents, le fil reliant le cœur au balancier est attaché en avant de l'axe de rotation comme sur la figure 19). Le montage terminé, il suffit d'ajouter au liquide de perfusion, soit de l'adrénaline, soit de l'acétylcholine.

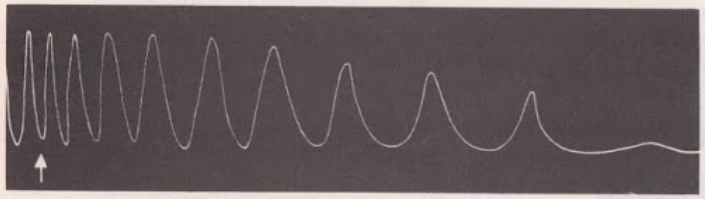


FIG. 16. - *Action de l'acétylcholine sur le cœur de Tortue.*

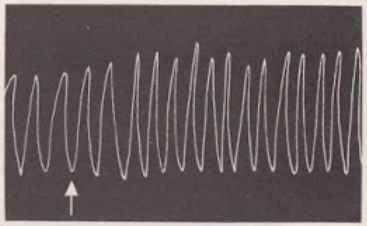
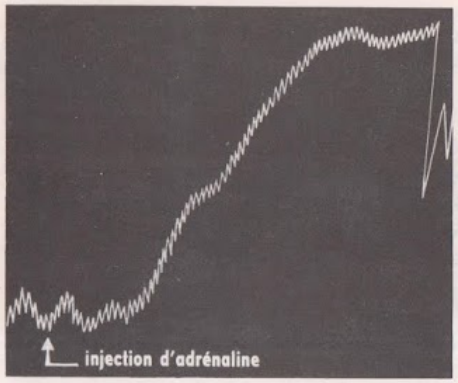


FIG. 17. - *Action de l'adrénaline sur le cœur de Tortue.*

On peut opérer de la même façon sur un cœur isolé de Tortue. Observons les tracés obtenus sur la Tortue :

— **avec l'acétylcholine** (fig. 16) on constate que **le rythme se ralentit,** que **l'amplitude des contractions diminue,** puis que **le cœur s'arrête en diastole ;**

— **avec l'adrénaline** (fig. 17) on constate que **le rythme s'accélère** et que **l'amplitude des contractions augmente.**



Notons que l'on peut opérer sur le Chien. Il suffit d'injecter la substance à étudier dans une veine de la patte postérieure. A la suite d'une injection d'adrénaline (fig. 18), le rythme cardiaque s'accélère, l'énergie des contractions est plus grande. Des effets inverses sont obtenus avec l'acétylcholine.

FIG. 18. - *Effets d'une injection intraveineuse d'adrénaline sur la pression artérielle chez le Chien.*

Il résulte de ce qui précède que l'acétylcholine a une action comparable à celle du parasympathique et l'adrénaline une action comparable à celle de l'orthosympathique.

D - NOTION DE MÉDIATEUR CHIMIQUE

En 1921, un physiologiste autrichien, Otto Loewi (1873-1961, Prix Nobel 1936), fit une découverte extrêmement importante sur les mécanismes qui règlent le rythme cardiaque. Les expériences décrites ci-dessous sont des variantes des expériences originales de Loewi.

Expériences a) **Sur le cœur de Grenouille.** On réalise le montage représenté par la figure 19 dans lequel le liquide de perfusion irrigue un premier cœur de Grenouille (A) puis passe dans un deuxième cœur (B). Les deux cœurs sont reliés chacun à un cardiographe à balancier. On a conservé les nerfs pneumogastriques du cœur A. Des excitations électriques répétées sont portées sur le pneumogastrique pendant une période assez longue.

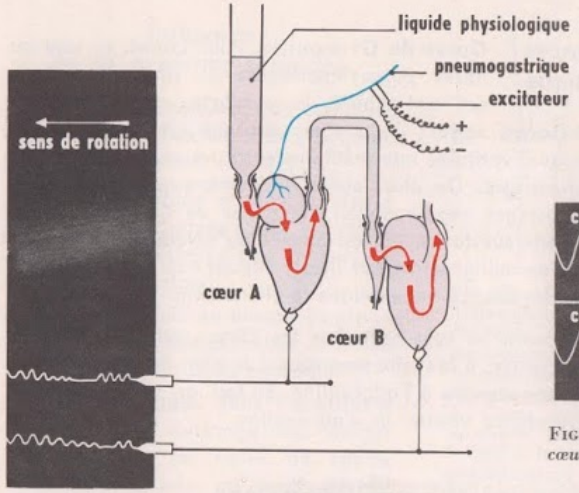


FIG. 19. - *Représentation schématique de l'expérience sur les cœurs de Grenouilles.*

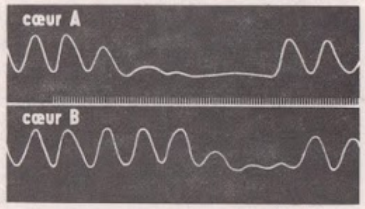


FIG. 20. - *Cardiogrammes obtenus avec les cœurs de Grenouille.*

Les tracés obtenus (fig. 20) montrent un ralentissement du rythme du cœur A, bientôt suivi d'un arrêt en diastole, après quoi on observe un phénomène d'échappement. Or le cardiogramme du cœur B montre les mêmes phénomènes de ralentissement, d'arrêt et d'échappement, mais ils se produisent avec un certain retard par rapport au cœur A. On en conclut que le liquide de perfusion a acquis des propriétés modératrices à la suite de son passage dans le cœur A.

Remarque. — Parfois, on obtient une accélération du rythme du cœur A, puis du cœur B. En effet, le pneumogastrique de la Grenouille contient des fibres appartenant au système parasympathique et des fibres appartenant au système orthosympathique. Le plus souvent, dans les conditions de l'expérience, il y a prédominance de l'action du système parasympathique. Un effet accélérateur peut être obtenu régulièrement à condition de

bloquer l'action des fibres parasympathiques au moyen d'une substance extraite de la Belladone ; l'atropine.

b) **Sur le cœur de Crapaud.** On réalise le même montage que précédemment, mais on opère cette fois sur des cœurs de Crapauds. Les tracés obtenus (fig. 21) montrent que l'excitation du pneumogastrique entraîne une accélération du rythme et une augmentation de l'amplitude des contractions du cœur A. Or le cardiogramme du cœur B présente les mêmes phénomènes, mais décalés par rapport au cœur A. On en conclut que le liquide de perfusion a acquis des propriétés accélératrices. Notons que chez le Crapaud l'action de l'orthosympathique l'emporte sur celle du parasympathique.

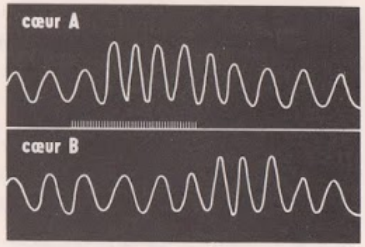


FIG. 21. - *Cardiogrammes obtenus avec les cœurs de Crapauds.*

Interprétation des expériences Notion de médiateur chimique

Cœur de Grenouille. Pour Loewi, ce sont les fibres parasympathiques du pneumogastrique qui ont libéré la substance modératrice à laquelle il donne le nom de **substance vagale** (le pneumogastrique est encore appelé nerf vague). Cette substance chimique, véritable intermédiaire entre les nerfs et le muscle cardiaque, est un **médiateur chimique.** De plus, après de nombreuses expériences, Loewi émit l'hypothèse que la substance vagale n'était autre que de l'**acétylcholine,** ce qui est aujourd'hui confirmé. Cette substance, qui est libérée au niveau des synapses, agit à très faible dose (1 à 10/1 000 de milligramme par litre) : elle est rapidement décomposée par une enzyme, la **cholinestérase,** ce qui explique le phénomène d'échappement.

Cœur de Crapaud. Pour Loewi, ce sont cette fois les fibres orthosympathiques qui ont libéré une substance accélératrice, à laquelle sera donné le nom de **sympathine.** Ce médiateur chimique a d'abord été identifié à l'adrénaline. En fait, on sait aujourd'hui qu'il s'agit de **noradrénaline,** substance voisine de l'adrénaline.

E - ÉTUDE DE QUELQUES RÉPONSES ADAPTATIVES DU CŒUR

Nous avons signalé qu'il était facile d'observer sur soi-même que le rythme cardiaque s'accélère au cours d'un effort. Il s'agit là d'une véritable réponse adaptative du cœur aux besoins de l'organisme. En effet cette accélération accroît le débit sanguin, ce qui favorise les échanges gazeux et nutritifs indispensables au fonctionnement des muscles. Il est vraisemblable que cette réponse est provoquée par le système orthosympathique, puisque nous venons de voir qu'il est accélérateur et que cette réponse ne se fait pas chez l'animal dont on a sectionné les nerfs du cœur. Mais comment est déclenchée l'intervention du système nerveux orthosympathique ? Quelques exemples vont nous donner une idée de la manière dont l'innervation cardiaque peut être mise en jeu.

Influence de la teneur du sang en gaz carbonique

Dans le cas d'un effort musculaire, la teneur du sang en gaz carbonique augmente. Or, il a été démontré que le centre respiratoire situé dans le bulbe, au voisinage du centre cardio-modérateur, est sensible à la teneur du sang en CO_2. Toute augmentation de la teneur du sang en CO_2 déclenche, en effet, une accélération de la respiration par excitation de ce centre. Celui-ci agit alors en freinant l'activité du centre cardio-modérateur, d'où l'accélération du rythme cardiaque observée.

Influence de la pression sanguine

Il existe au voisinage du cœur des zones sensibles aux variations de pression du sang, ce sont (fig. 22) :

— une zone située au niveau de la **crosse de l'aorte ;** elle est reliée au centre bulbaire par un nerf, le nerf de la crosse ;

— une zone située au niveau du **sinus carotidien ;** elle est reliée au bulbe par le nerf du sinus carotidien ;

— une zone située dans l'**oreillette droite** au voisinage des veines caves ; elle est reliée au centre médullaire par un **nerf orthosympathique sensitif cardiaque.**

Sectionnons le nerf de la crosse et celui du sinus carotidien, on observe une accélération du cœur ; excitons le bout central de l'un ou l'autre de ces nerfs : le cœur ralentit.

Le même phénomène de ralentissement s'observe à la suite d'une aug-

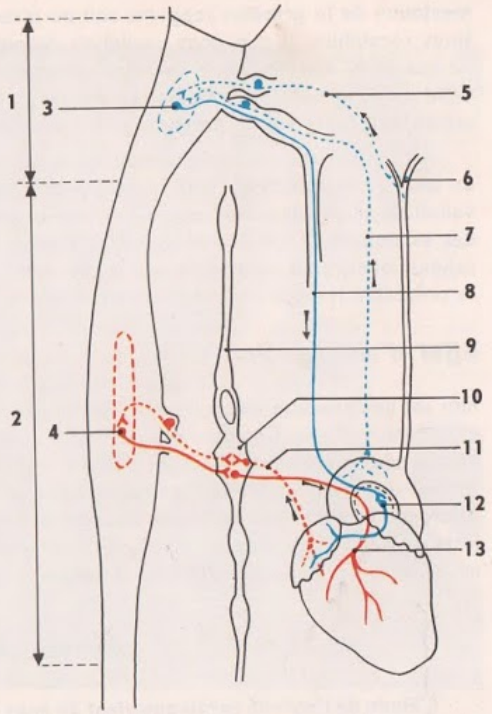


FIG. 22. - *Schéma de l'innervation cardiaque chez les Mammifères.*
En rouge, fibres orthosympathiques ; en bleu, fibres parasympathiques ; en traits pleins, fibres centrifuges ; en pointillés, fibres centripètes. 1. *Bulbe.* 2. *Moelle épinière cervico-dorsale.* 3. *Centre cardio-modérateur.* 4. *Centre cardio-accélérateur.* 5. *Nerf du sinus carotidien (nerf de Héring).* 6. *Sinus carotidien.* 7. *Nerf de la crosse de l'aorte (nerf de Cyon).* 8. *Pneumogastrique.* 9. *Chaîne ganglionnaire sympathique.* 10. *Ganglion étoilé.* 11. *Nerf orthosympathique cardiaque sensitif.* 12. *Plexus cardiaque.* 13. *Nerf orthosympathique cardiaque moteur.*

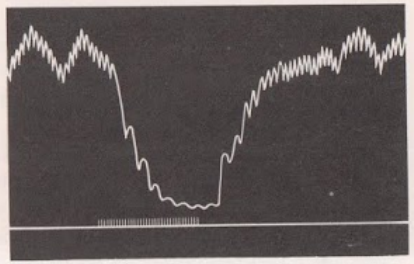


FIG. 23. - *Effets de l'excitation du nerf de la crosse de l'aorte sur la pression artérielle chez le Chien.*

mentation de la pression sanguine soit au niveau de la crosse aortique soit au niveau du sinus carotidien. Il y a donc excitation du centre cardio-modérateur par l'intermédiaire de ces nerfs, appelés **nerfs dépresseurs,** puisque le ralentissement du cœur diminue le débit du sang donc sa pression. La figure 23 montre l'effet de l'excitation du nerf de la crosse de l'aorte sur la pression artérielle chez le Chien.

La section du nerf orthosympathique sensitif cardiaque provoque un ralentissement du cœur ; l'excitation du bout central provoque l'accélération, au même titre qu'une élévation de la pression du sang à l'entrée du cœur. Le centre cardio-accélérateur a reçu des excitations, il en résulte une accélération qui provoque une augmentation du débit sanguin ayant pour effet de baisser la pression à l'entrée du cœur. Dans ce cas comme dans le précédent il s'agit là de **réflexes cardio-régulateurs.**

Effet d'une émotion Il est facile de constater sur soi-même qu'une émotion provoque une accélération du rythme cardiaque. Cette accélération est une réponse qui a pour effet d'augmenter la circulation sanguine au niveau des effecteurs moteurs. Ces derniers reçoivent ainsi l'oxygène et les aliments dont ils auront besoin pour fonctionner de façon efficace. Il a été montré que l'excitation, qui naît dans le cortex cérébral, atteint un centre bulbaire qui déclenche une décharge d'adrénaline, substance produite par la partie centrale des capsules surrénales, petites glandes situées juste au-dessus des reins et que l'on observe au cours de la dissection de la Souris. Or nous avons vu que cette substance accélère le rythme cardiaque.

CONCLUSION

L'étude de l'activité cardiaque vient de nous montrer que le fonctionnement de certains organes n'est pas seulement assuré par le système nerveux mais aussi par des substances chimiques. Elle nous apprend que nos organes ne fonctionnent pas séparément. Ainsi le fonctionnement des muscles a des répercussions sur le fonctionnement cardiaque et réciproquement, c'est là un exemple des **corrélations fonctionnelles** qui assurent l'**unité fonctionnelle de l'organisme.**

Cl. Sauret

FIG. 1. - *Rat préparé pour l'étude expérimentale de l'action de la sécrétine. Le suc pancréatique s'écoule dans le tube en matière plastique (voir le texte).*

L'UNITÉ PHYSIOLOGIQUE DE L'ORGANISME : LES RELATIONS HUMORALES

L'étude de l'activité cardiaque a mis en évidence le rôle du système nerveux dans le fonctionnement du cœur. De plus, elle nous a montré que les différents organes, les différents appareils ne travaillent pas indépendamment les uns des autres : il existe entre eux des liaisons par l'intermédiaire du système nerveux.

Mais ce dernier n'est pas seul à assurer l'unité de l'organisme. Deux physiologistes anglais, Bayliss et Starling, partant de résultats acquis par d'autres chercheurs, furent les premiers à découvrir, en étudiant la sécrétion pancréatique, que le fonctionnement d'un organe peut être déclenché par des mécanismes autres que les phénomènes nerveux. L'étude d'une glande, la thyroïde, nous montrera toute l'importance de ce deuxième mode de commande dans le fonctionnement global de l'organisme.

I. LA SÉCRÉTION PANCRÉATIQUE

A - DÉCOUVERTE DE LA SÉCRÉTINE PAR BAYLISS ET STARLING

État des connaissances avant les travaux de Bayliss et Starling

Claude Bernard fut le premier à étudier expérimentalement la sécrétion du suc pancréatique chez le Chien au moyen d'une **fistule** (fig. 2), c'est-à-dire en introduisant un tube en argent dans le canal pancréatique principal. Ce tube traversant la paroi abdominale, il était possible de recueillir le suc pancréatique dans un récipient. Par cette méthode, Claude Bernard devait montrer que **la production du suc pancréatique est liée à l'arrivée du chyme stomacal dans le duodénum.**

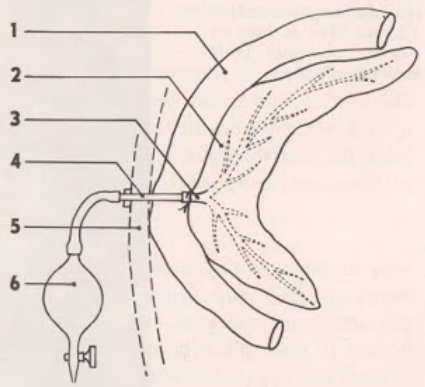


FIG. 2. - *Fistule pancréatique temporaire chez le Chien. 1. Duodénum. 2. Pancréas. 3. Canal pancréatique. 4. Canule. 5. Paroi abdominale. 6. Ampoule dans laquelle on recueille le suc pancréatique.*

Puis vinrent les **travaux de Pavlov.** Avec ses élèves, ce dernier remarque que la sécrétion du suc pancréatique ne se déclenche pas si on introduit directement de la viande dans le duodénum, tandis qu'elle se produit quand le chyme, c'est-à-dire le contenu stomacal, arrive dans le duodénum. Le chyme étant acidifié par l'acide chlorhydrique sécrété par l'estomac, cette observation confirme les travaux de deux Français qui avaient déjà remarqué que **le contact d'un acide dilué avec la paroi duodénale déclenche la sécrétion pancréatique.**

Pour Pavlov il s'agit là d'une sécrétion réflexe; du reste n'obtient-il pas la sécrétion du pancréas par excitation du pneumogastrique? Cependant, un de ses élèves constate que l'introduction d'une solution d'acide dans le duodénum provoque la sécrétion même après section de tous les nerfs qui aboutissent au pancréas, preuve que **la sécrétion pancréatique peut se faire autrement que par voie réflexe.**

En France, deux chercheurs (Wertheimer et Lepage) confirment ces derniers résultats et montrent, d'autre part, que l'injection dans le sang d'une solution d'acide chlorhydrique à 4 °/₀₀ est sans effet sur la sécrétion pancréatique : **l'acide du chyme n'agit donc pas directement sur le pancréas.**

Travaux de Bayliss et Starling Découverte de la sécrétine (1902)

Ces deux chercheurs anglais expérimentent sur des Chiens à jeun porteurs d'une fistule pancréatique ; un dispositif d'enregistrement graphique leur permet de faire une analyse précise de la sécrétion pancréatique.

Reprenant les faits précédemment acquis, Bayliss et Starling vérifient que :

— La sécrétion pancréatique est déclenchée par l'injection d'une solution d'acide chlorhydrique à 4 °/₀₀ dans l'anse du duodénum et cela en dehors de toute connexion nerveuse ;

— L'introduction d'une solution d'acide chlorhydrique dans le sang est sans effet sur la sécrétion pancréatique.

Ces faits les conduisent à penser que l'acide chlorhydrique agit par l'intermédiaire de la muqueuse duodénale en provoquant la libération d'une substance qui, véhiculée par le sang jusqu'au pancréas, déclencherait sa sécrétion.

Pour vérifier cette hypothèse, Bayliss et Starling isolent une portion de duodénum ; ils en prélèvent la muqueuse et la broient dans un mortier avec du sable et une solution d'acide chlorhydrique à 4 °/₀₀. Le broyat est filtré et le filtrat injecté dans le sang d'un Chien à jeun. Or, au bout de 70 secondes environ, un écoulement abondant de suc pancréatique se produit par la fistule.

A cette substance active, dont ils viennent de mettre l'existence en évidence, Bayliss et Starling donnent le nom de **sécrétine.** Ils montrent qu'elle n'est pas détruite par l'ébullition, donc que ce n'est pas une enzyme. Ils proposeront, plus tard, le nom d'**hormone** (d'un mot grec signifiant j'excite) pour désigner toute substance, qui, libérée dans le sang, véhiculée par lui, est capable de provoquer le fonctionnement d'un organe.

Après Bayliss et Starling, la présence de sécrétine dans le sang fut confirmée de diverses manières. En particulier on prélève du sang sur un Chien en cours de digestion et on l'injecte à un Chien à jeun ; le pancréas de ce dernier se met alors à sécréter. On sait actuellement que la sécrétine est un polypeptide d'une masse moléculaire d'environ 5 000, soluble dans l'eau et l'alcool ; on a pu l'obtenir à l'état cristallisé.

B - ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE L'ACTION DE LA SÉCRÉTINE CHEZ LE RAT

Préparation de l'animal

Le Rat étant saisi par la peau du dos, on pratique une anesthésie complète en injectant sous la paroi abdominale de l'uréthane ou du nembutal à la dose de 5/100 de centimètre cube par 100 grammes du poids de l'animal. Un quart d'heure plus tard, l'anesthésique ayant fait son effet, on fixe le Rat sur une planchette en l'attachant par les pattes. La peau du cou est alors incisée

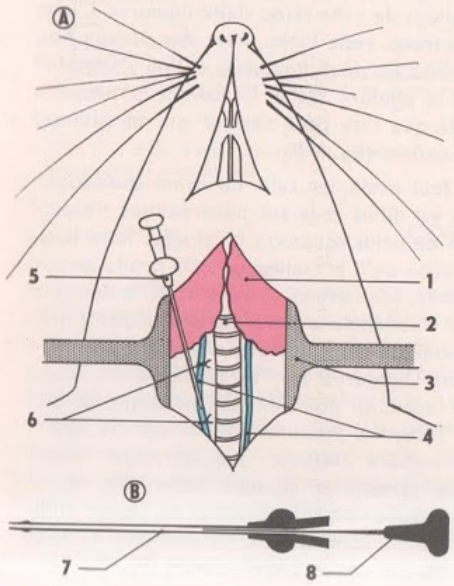


FIG. 3. - *Mise en place (A) de la canule à mandrin chez le Rat et détail (B) de cette canule, en coupe. 1. Glandes salivaires. 2. Trachée artère. 3. Écarteur. 4. Veines jugulaires. 5. Canule à mandrin. 6. Ligatures. 7. Canule. 8. Mandrin fermant la canule ; ce mandrin est retiré au moment de l'injection.*

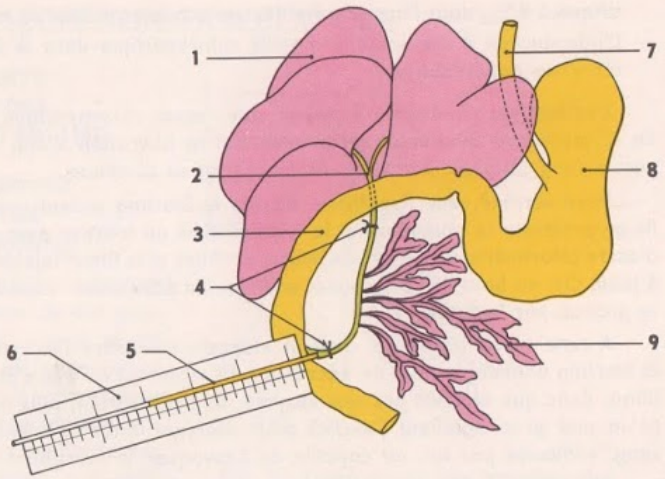


FIG. 4. - *Montage pour la mesure de la production de suc pancréatique chez le Rat.* 1. *Foie.* 2. *Canal cholédoque.* 3. *Duodénum.* 4. *Ligatures.* 5. *Tube fin.* 6. *Règle graduée.* 7. *Œsophage.* 8. *Estomac.* 9. *Pancréas diffus.*

suivant une ligne médiane sur une longueur de trois centimètres, puis écartée de façon à faire apparaître la trachée-artère. On dégage ensuite avec soin une des deux veines jugulaires, la droite par exemple (fig. 3 A). Les jugulaires sont de grosses veines de couleur rouge sombre qui déversent dans la veine cave supérieure le sang qui a circulé dans la tête. Puis, au moyen de deux fils, on prépare, autour de cette veine, deux ligatures. L'une, du côté de la tête, est serrée, l'autre, du côté du tronc, reste lâche. Avec des ciseaux fins, on pratique alors une petite incision en biseau entre les deux ligatures, et l'on y introduit une canule à mandrin que l'on fixe en serrant la ligature lâche. La canule à mandrin est une sorte d'aiguille à injection à bout renflé que l'on peut obturer en introduisant dans sa lumière une tige métallique appelée mandrin (fig. 3 B).

La canulation de la jugulaire terminée, il faut pratiquer celle du canal cholédoque (chez le Rat comme chez la Souris le pancréas est diffus et le suc pancréatique s'écoule dans le canal cholédoque par un grand nombre de petits canaux) ; à cet effet, faire légèrement basculer l'animal sur la planchette, de façon qu'il présente son côté droit ; inciser alors la paroi abdominale sur une longueur de trois centimètres en partant de la dernière côte, et par l'ouverture pratiquée sortir l'anse duodénale avec précaution ; par transparence repérer le canal cholédoque ; il est maintenu en place par une fine membrane translucide : le mésentère. Poser alors deux ligatures sur le cholédoque ; l'une serrée, aussi près que possible du foie, l'autre lâche, au point où le cholédoque aboutit au duodénum ; puis inciser le cholédoque en biseau à proximité de la ligature lâche. Par l'incision, introduire un tube très fin, en matière plastique, préalablement rempli de liquide de Ringer ; immobiliser le tube en serrant la ligature lâche (fig. 4). Il suffit de fixer le tube bien droit sur une règle graduée ou sur une bande de papier millimétrique pour mesurer la montée du suc pancréatique dans ce tube. Le diamètre du tube étant connu, il est possible d'évaluer le volume de suc pancréatique sécrété (fig. 1).

Marche de l'expérience La canulation du cholédoque terminée, il est facile de constater qu'il y a chez le Rat une sécrétion continue de suc pancréatique ; on mesurera donc cette sécrétion. On fera par exemple une mesure toutes les 5 minutes pendant 20 minutes. On établira au fur et à mesure la courbe de sécrétion en portant en abscisses les temps, en ordonnées les volumes de suc mesurés (fig. 5).

Au bout de 20 minutes, on procédera à une injection de sécrétine. Pour cela, retirer le mandrin de la canule fixée sur la jugulaire et, au moyen d'une seringue introduite dans l'embout de la canule, injecter 2/10 de centimètre cube d'une solution de sécrétine à la concentration de 10 unités par centimètre cube. Comme précédemment, mesurer la sécrétion et établir la courbe.

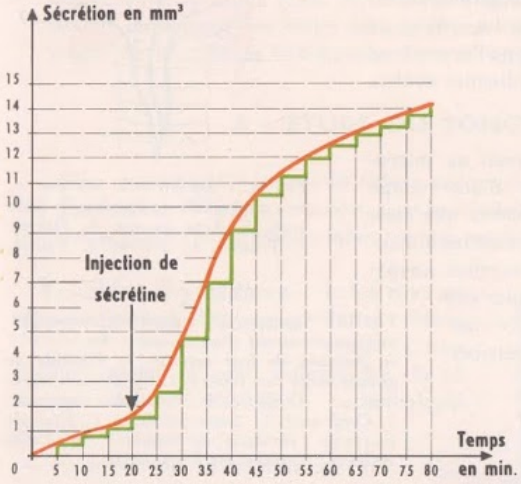


FIG. 5. - *Effet d'une injection de sécrétine sur la sécrétion pancréatique chez le Rat.*

Résultats L'examen de la courbe obtenue (fig. 5) nous montre que chez l'animal à jeun la sécrétion pancréatique est continue et régulière, qu'après l'injection de sécrétine la sécrétion augmente rapidement ; cette sécrétion reste abondante pendant un temps assez long, après quoi elle décroît pour revenir à sa valeur primitive.

Cette expérience ne nous montre pas seulement que le fonctionnement d'un organe comme le pancréas peut être activé par une substance particulière véhiculée par le sang, ici la sécrétine, mais elle nous montre aussi qu'une telle substance a une action rapide et durable.

CONCLUSION

En définitive, on peut dire que ce qui consacre l'importance des travaux de Bayliss et Starling, c'est le fait qu'ils ont démontré pour la première fois l'existence de relations entre organes (ici duodénum et pancréas) au moyen de substances chimiques (ici la sécrétine) véhiculées par le sang. A la régulation nerveuse des organes, connue avant eux, ils ont ajouté la **régulation humorale.** Le terme d'**hormone** qu'ils proposèrent est aujourd'hui classique. En effet, depuis la découverte de la sécrétine, de nombreuses substances ont été trouvées qui sont, comme elle, déversées dans le sang, par des glandes appelées **glandes endocrines,** et capables d'agir sur le fonctionnement de divers organes. Aussi, l'endocrinologie est-elle maintenant une branche très importante de la physiologie. Elle a pour objet l'étude des nombreux et complexes mécanismes hormonaux qui, avec le système nerveux, interviennent pour assurer l'unité fonctionnelle de l'organisme.

II. LA THYROÏDE

A - ANATOMIE

Étude morphologique La thyroïde (fig. 6) est une glande rosée située sur la face antérieure du cou en avant de la base du larynx auquel elle adhère fortement. Chez l'Homme, elle présente deux lobes latéraux inégaux réunis par un isthme médian d'où part vers le haut un prolongement effilé. Cette glande, qui pèse environ 30 grammes, est très fortement irriguée par le sang qui lui arrive de cinq artères thyroïdiennes ; tout le sang de l'organisme y passe en une heure. Les veines thyroïdiennes vont se jeter dans les veines jugulaires.

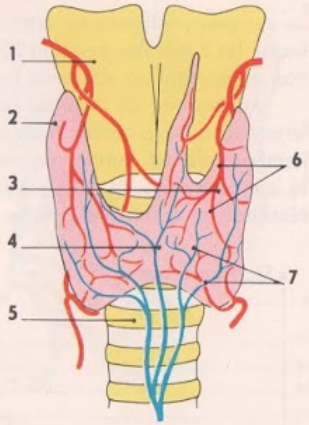
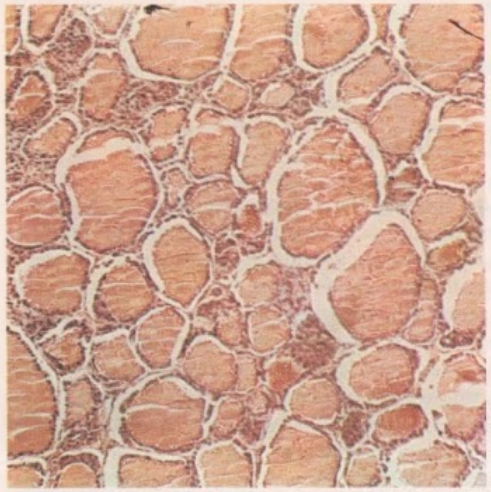


FIG. 6. - *La thyroïde vue par sa face antérieure. 1. Larynx. 2. Lobe droit. 3. Lobe gauche. 4. Isthme. 5. Trachée. 6. Artères. 7. Veines.*

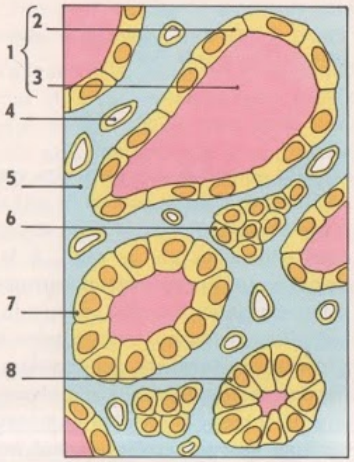
Structure microscopique L'examen au microscope d'une coupe faite dans le tissu thyroïdien (fig. 7) montre que cette glande est formée de **vésicules closes,** dont les dimensions varient de 50 à 300 microns. Ces vésicules, noyées dans un tissu conjonctif richement vascularisé, sont des cavités dont la paroi est formée d'une seule couche de cellules sécrétrices

FIG. 7. - *Coupe de thyroïde d'Agneau.*



Cl. Jeanbor

FIG. 8. - *Structure de la thyroïde, coupe schématique montrant divers aspects des vésicules en fonction de leur activité. 1. Vésicule de grande taille (au repos). 2. Épithélium sécréteur. 3. Colloïde. 4. Capillaire sanguin. 5. Conjonctif. 6. Amas cellulaire. 7. Vésicule moyenne (sécrétant la colloïde). 8. Petite vésicule (excrétant les hormones).*



constituant un **épithélium simple glandulaire.** La cavité des vésicules contient une substance homogène, visqueuse, appelée **colloïde,** provenant de la sécrétion des cellules périphériques. A côté de ces vésicules, on trouve des amas cellulaires pleins sans colloïde.

Suivant l'activité de la glande on peut distinguer trois types de vésicules (fig. 8) :

— de grosses vésicules, gorgées de colloïde, dont l'épithélium est aplati : il s'agit de vésicules à l'état de repos (1) ;

— des vésicules de taille moyenne (7), à cellules épithéliales cubiques, qui correspondraient à des vésicules en train de se remplir de colloïde ;

— des vésicules de petite taille (8), à cavité réduite, aux cellules épithéliales hautes présentant un appareil de Golgi développé ; on considère que ce sont des vésicules qui se vident de la colloïde et rejettent dans le sang l'hormone élaborée.

B - ÉTUDE DU FONCTIONNEMENT

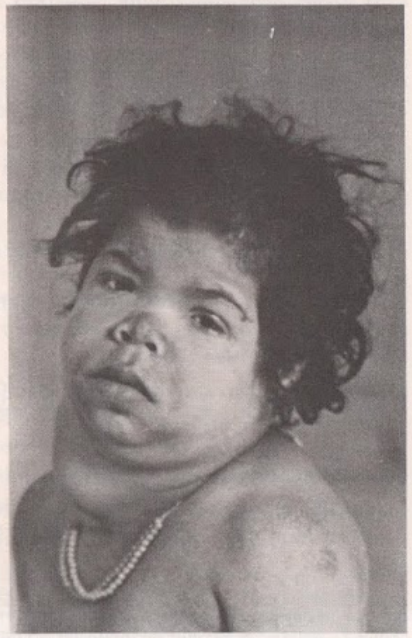
Bien avant que fût connue la nature endocrinienne de la glande, des troubles avaient été décrits chez l'Homme, troubles dont la véritable origine fut surtout mise en évidence par des études expérimentales faites sur des animaux.

Troubles thyroïdiens observés chez l'Homme **1° Le myxœdème infantile.** Chez l'enfant atteint de cette maladie (fig. 9) on observe les manifestations pathologiques suivantes :

— un **arrêt de la croissance** qui, s'il se prolonge, déterminera un **nanisme thyroïdien** caractérisé par une croissance disharmonique des différentes parties du corps ; en effet les os longs des membres cessent de s'allonger, alors que le tronc et la tête, surtout, grandissent normalement : le nain thyroïdien est un **nain à grosse tête ;**

— une **atteinte de l'activité nerveuse :** les réflexes sont ralentis, l'individu présente une profonde **apathie,** la pression artérielle baisse. Le psychisme est atteint ; l'arrêt du développement des facultés psychiques peut aller jusqu'à une arriération mentale prononcée : c'est le **crétinisme ;**

— une **accumulation d'eau dans le tissu conjonctif sous-cutané** par suite d'une



Cl. Corson-Fotogram

FIG. 9. - *Myxœdème infantile.*

diminution de la diurèse (élimination urinaire de l'eau), la peau est gonflée (œdème), le visage bouffi (faciès pleine lune) : c'est le **myxœdème.** D'autre part, les cheveux deviennent secs et cassants ;

— une **forte baisse du métabolisme basal** *, qui peut atteindre 30 et même 40 %, d'où une **baisse de la thermogenèse ;** il en résulte un abaissement de la température du corps et une **perturbation de la régulation thermique :** le malade lutte mal contre le froid ;

— un **arrêt du développement des glandes génitales ;** les ovaires, les testicules ne se développent pas; les fonctions génitales : spermatogenèse, ovogenèse et cycle ovarien n'apparaissent pas; les caractères sexuels secondaires ne se développent pas.

2° **Myxœdème de l'adulte.** Si cette maladie atteint l'Homme à l'âge adulte, le niveau psychique n'est pas affecté. Par contre, on observe toujours de l'œdème, des troubles nerveux (apathie), une importante diminution du métabolisme basal, de l'hypothermie (température plus basse que la normale), de la frilosité, un arrêt ou une perturbation des fonctions génitales.

3° **Le myxœdème endémique.** On dit du myxœdème qu'il est endémique, quand il affecte de nombreux individus d'une même région. Cette maladie, qui était fréquente dans certaines régions de montagnes, est un myxœdème qui s'accompagne d'une hypertrophie de la glande thyroïde connue sous le nom de **goitre.** Dans ce cas, les vésicules thyroïdiennes sont toutes de grande taille, bourrées de colloïde, c'est-à-dire à l'état de repos. On sait aujourd'hui que le myxœdème endémique est lié à une carence en iode de l'alimentation, carence en voie de disparition en raison de l'amélioration des conditions de vie et aussi du fait que l'on remplace de plus en plus le sel gemme, pauvre en iode, par du sel marin qui en contient une proportion suffisante.

Dans ce myxœdème, l'insuffisance de fonctionnement de la thyroïde est donc provoquée par l'alimentation. Par contre, dans les deux cas de myxœdème précédemment décrits (1° et 2°), les expériences faites sur les animaux, les autopsies pratiquées après la mort des malades, ont montré qu'il s'agissait d'hypothyroïdies dues à un mauvais fonctionnement ou à une insuffisance du développement de la glande.

4° **Le goitre exophtalmique,** ou **maladie de Basedow.** Cette maladie se manifeste chez l'adulte, plus fréquemment chez la Femme (fig. 10) que chez l'Homme. Les signes cliniques en sont les suivants :

— **augmentation du volume du cou** (goitre) provoquée par une hypertrophie modérée de la thyroïde. Ce goitre est très différent de celui observé dans le myxœdème endémique ; l'examen microscopique montre des vésicules petites, pauvres en colloïde, caractère indiquant une activité intense ;

— **saillie prononcée des globes oculaires (exophtalmie),** qui donne au regard une expression dramatique très particulière ;

* Rappelons (1re D : Besoins nutritionnels des animaux et de l'Homme) que le métabolisme de base est la dépense minimale d'énergie chez un sujet au repos, à la neutralité thermique 21-22°, à jeun depuis 12 heures. On l'évalue en mesurant à l'aide du spiromètre de Benedict la consommation d'oxygène en un temps donné.

— **troubles nerveux** caractérisés par l'**irritabilité,** l'instabilité du caractère, des **tremblements des membres,** l'exagération des réflexes et l'**accélération du rythme cardiaque,** qui peut atteindre 120 pulsations ;

— **augmentation du métabolisme basal** pouvant atteindre 30 et même 50 %, d'où une élévation de la thermogenèse et un amaigrissement marqué malgré une alimentation normale. Il en résulte des **troubles de la régulation thermique :** le malade lutte mal contre l'échauffement, il a toujours trop chaud.

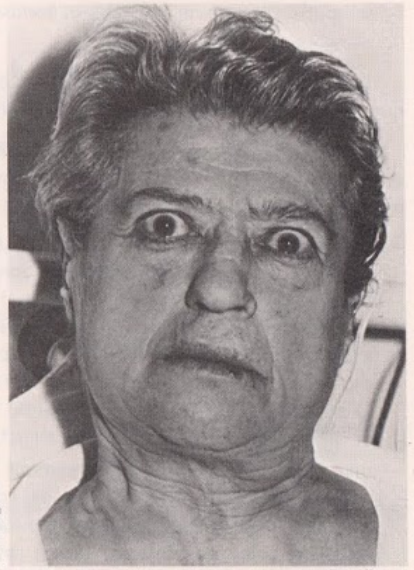


Fig. 10. - *Goitre exophtalmique.*

On sait aujourd'hui que les troubles observés sont consécutifs à un hyperfonctionnement de la thyroïde, donc à une hyperthyroïdie.

Notons que les premiers médecins qui tentèrent l'ablation de la thyroïde en vue de supprimer ces troubles provoquèrent alors deux séries d'accidents :

— des accidents immédiats entraînant généralement la mort et dus au fait que, sans le savoir, ils enlevaient d'autres glandes endocrines, les parathyroïdes, en même temps que la thyroïde ;

— des accidents tardifs dont les symptômes étaient ceux du myxœdème, preuve que ce dernier est bien en rapport avec une insuffisance thyroïdienne.

Étude expérimentale sur des animaux

Les expériences qui devaient conduire à découvrir puis à préciser le rôle endocrinien de la thyroïde sont de trois types : l'ablation ou thyroïdectomie, la greffe, l'injection d'extraits glandulaires.

1° **Expériences d'ablation.**

Des expériences de thyroïdectomie totale ont été pratiquées sur divers animaux. Voyons quels en sont les résultats.

a) **Chez le Chien adulte.** L'animal survit en général, mais il présente des troubles importants :

— il devient apathique, somnolent, ses réflexes sont ralentis ;

— il lutte mal contre le froid et présente de l'hypothermie, la mesure de son métabolisme basal montre une diminution importante, pouvant atteindre le tiers du métabolisme normal; en même temps, le rythme respiratoire et le rythme cardiaque se ralentissent, la pression artérielle baisse;

— les poils deviennent cassants et tombent ;

— un œdème progressif s'établit.

Ces troubles étant identiques à ceux observés dans le myxœdème, on peut donc affirmer que ce dernier est provoqué par une insuffisance thyroïdienne.

b) **Chez un jeune Mammifère (Chien, Mouton, Porc).** La thyroïdectomie, si elle est pratiquée assez tôt, s'accompagne de troubles encore plus nets. En effet, en plus des manifestations pathologiques observées chez le Chien adulte, on note :

— un arrêt de la croissance qui affecte seulement les os longs des membres, dont les cartilages de conjugaison cessent de fonctionner. Les autres os du squelette s'accroissent normalement : on obtient des animaux nains disproportionnés. D'autre part, les dents apparaissent tard et présentent des défauts de structure ;

— un arrêt dans le développement des organes génitaux et, par voie de conséquence, l'absence d'apparition des caractères sexuels secondaires. Nous retrouvons là les symptômes propres au myxœdème infantile.

c) **Chez les Batraciens** (Grenouille, Crapaud). Chez ces animaux (fig. 11), les œufs, pondus dans l'eau, donnent naissance à des têtards qui mènent pendant un certain nombre de semaines une vie entièrement aquatique ; une série de métamorphoses les transforment en petites Grenouilles ou en petits Crapauds. L'expérience montre que des têtards privés de thyroïde ne se métamorphosent pas ; cependant leur croissance se poursuit, quoique plus lentement, si bien que l'on aboutit à la formation de **têtards géants** (fig. 11).

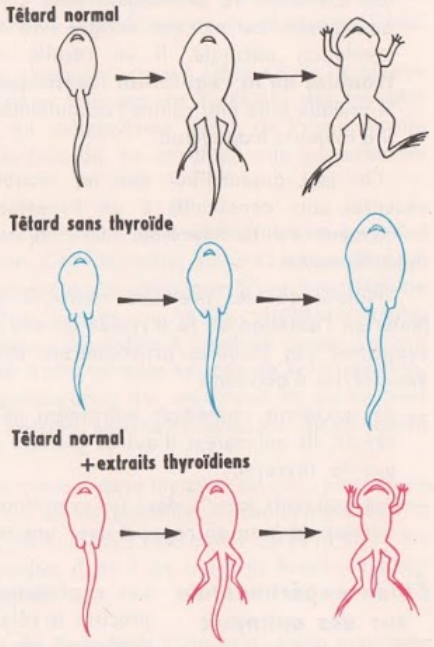


Fig. 11. - *Mise en évidence du rôle de la thyroïde dans le développement des Batraciens en partant de têtards ayant atteint le stade « ébauche des pattes postérieures ».*

2° Expériences de greffes.

Ces expériences consistent à implanter dans une partie quelconque du corps d'un animal privé de thyroïde, un fragment de glande prélevé sur un animal de la même espèce.

Opérons, par exemple, sur de jeunes Rats d'une même portée (fig. 12). Un sujet étant conservé comme témoin, on sépare les autres Rats en deux lots :

— les Rats du premier lot subissent l'ablation totale de la thyroïde;

— les Rats du deuxième lot subissent également l'ablation totale de la thyroïde, mais on greffe ensuite un fragment de cette glande dans le globe oculaire.

Les Rats du premier lot manifestent les troubles déjà cités ; en particulier ils restent nains. Les Rats du deuxième lot se développent normalement et présentent un aussi bon état physique que le Rat témoin.

Cette expérience nous montre que la place du greffon dans l'organisme importe peu. D'autre part, étant donné que seules des connexions vasculaires s'établissent entre le greffon et le reste de l'organisme, cette expérience conduit à penser que le greffon agit par l'intermédiaire du sang, ce dernier véhiculant une ou des substances actives élaborées par la glande.

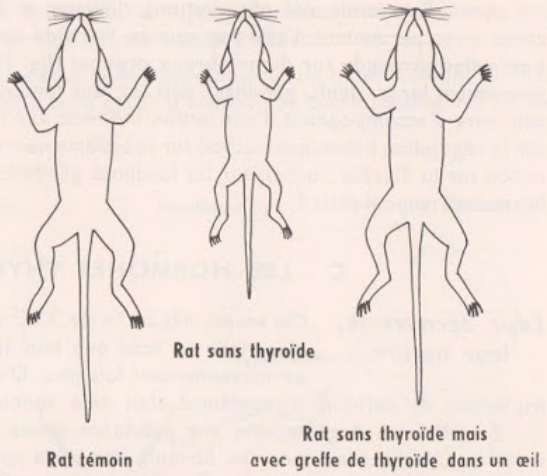


Fig. 12. - *Résultats de l'ablation de la thyroïde chez des Rats d'une même portée selon qu'elle est suivie ou non d'une greffe.*

3° Injections d'extraits thyroïdiens.

a) **Chez un Mammifère ayant subi l'ablation de la thyroïde.** Les résultats obtenus sont les mêmes que dans le cas d'une greffe, ce qui confirme bien le mode d'action de la thyroïde*.

b) **Chez un Mammifère normal.** L'injection répétée d'extraits thyroïdiens, à un animal normal fait apparaître :

— une élévation du métabolisme, qui s'accompagne d'hyperthermie, d'amaigrissement ;

— une accélération des rythmes cardiaque et respiratoire ;

— des troubles nerveux, irritabilité, agitation, accélération des réflexes.

D'autre part, si l'on opère sur un animal jeune, on observe une accélération de la croissance mais sans augmentation de taille, à condition cependant d'opérer avec des doses faibles, car des doses élevées d'extraits arrêtent la croissance.

Bref, on observe des symptômes comparables à ceux notés à propos de la maladie de Basedow, ce qui montre bien que cette dernière a pour cause une hyperactivité thyroïdenne.

c) **Chez les Batraciens.** Si l'on nourrit de jeunes têtards de Grenouille avec des fragments de thyroïde de Bœuf, ou si l'on ajoute dans l'eau de l'aquarium des extraits thyroïdiens, on constate (fig. 11) que les têtards se métamorphosent très rapidement, bien avant d'avoir achevé leur croissance, de sorte que l'on obtient des **Grenouilles naines.**

* Dans la pratique ces expériences présentent une grande importance ; en effet le traitement du myxœdème est basé sur l'utilisation d'extraits thyroïdiens.

Ainsi, l'ensemble des observations cliniques et les expériences qui viennent d'être citées nous permettent d'affirmer que la thyroïde est une glande endocrine qui exerce une action profonde sur de nombreux organes (fig. 14) en influant soit sur leur développement (os longs, dents, gonades), soit sur leur fonctionnement (action sur le métabolisme cellulaire s'accompagnant d'une action indirecte sur la respiration, sur la thermogenèse, sur la régulation thermique ; action sur le système nerveux ; action sur le rythme cardiaque ; action sur la diurèse ; action sur les fonctions génitales). Mais, quelle est l'hormone ou les hormones responsables ?

C - LES HORMONES THYROÏDIENNES

Leur découverte, leur nature

On savait, dès la fin du XIXe siècle, que la thyroïde est beaucoup plus riche en iode que tous les autres organes ; elle en contient en moyenne cent fois plus. D'autre part, le rôle de l'iode dans le traitement de certains myxœdèmes était déjà connu.

En 1914, un Anglais isole une substance active qu'il nomme **thyroxine.** C'est un acide aminé riche en iode (sa formule comporte quatre atomes d'iode), que l'on sait bientôt synthétiser.

Cette thyroxine fut pendant longtemps considérée comme l'unique hormone thyroïdienne, mais des travaux récents ont porté à quatre le nombre des principales hormones de la thyroïde. La thyroxine est une de ces hormones ; les trois autres sont, comme elle, des composés iodés voisins, qui s'en distinguent surtout par leur plus grande activité.

Mécanisme de leur élaboration

On a pu distinguer plusieurs phases dans le mécanisme par lequel les cellules de la paroi des vésicules élaborent les hormones :

— Dans un premier temps, l'iode ingéré, qui arrive à la thyroïde sous forme d'iodures, est combiné à un acide aminé, la **tyrosine,** pour donner les précurseurs des hormones. En fournissant à l'organisme des iodures formés avec un isotope radioactif de l'iode (l'iode 131, dont la radioactivité dure pendant une huitaine de jours), on a pu montrer que la thyroïde capte environ 45 % de l'iode ingéré en 24 heures. Pour ce faire, on mesure la radio-activité de la thyroïde ; les résultats sont consignés sous forme d'une courbe. Les courbes obtenues (fig. 13) variant avec l'activité de la glande, cette méthode permet de diagnostiquer avec précision une hyperthyroïdie ou une hypothyroïdie.

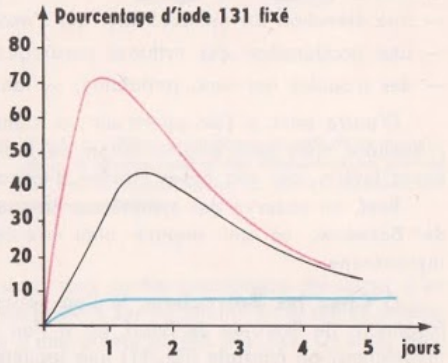


FIG. 13. - *Fixation de l'iode 131 par la thyroïde. (Fixation normale en noir, dans un cas d'hyperthyroïdie en rouge, dans un cas d'hypothyroïdie en bleu).*

— Dans un deuxième temps, les précurseurs des hormones s'accumulent dans la cavité des vésicules. On les trouve alors dans la colloïde sous forme d'un corps complexe, la **thyroglobuline.** Nous avons vu que les vésicules moyennes correspondent à cette phase d'activité.

— Dans une troisième étape, par dislocation de la thyroglobuline, les hormones sont libérées puis déversées dans le sang. C'est à cette phase d'activité que correspondent les petites vésicules.

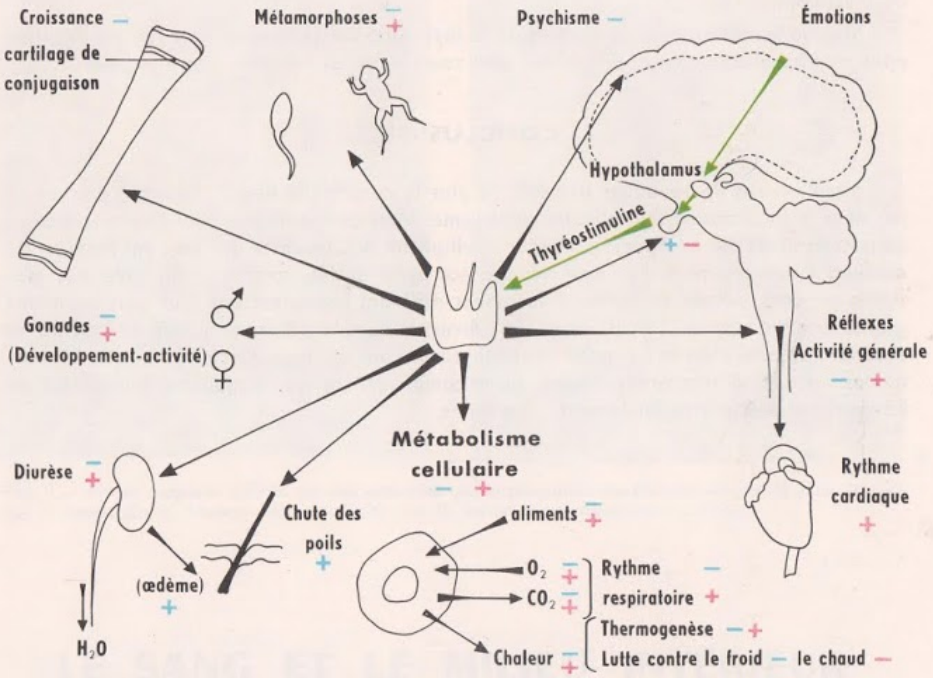


FIG. 14. - *Actions des hormones thyroïdiennes. Flèches vertes : facteurs influant sur l'activité de la thyroïde ; actions de la thyroïde dans le cas d'hypothyroïdie (signes bleus) et d'hyperthyroïdie (signes rouges). Les signes — indiquent une action de ralentissement ou d'arrêt, les signes + une activation du développement ou du fonctionnement des organes considérés.*

Facteurs influant sur leur production

La thyroïde, comme on s'en doute, n'agit pas de façon indépendante. Le système nerveux et certaines hormones règlent son activité (fig. 14).

a) **Actions hormonales.** Parmi les hormones ayant une action sur la thyroïde, la **thyréostimuline,** ou **thyréotropine,** fournie par l'hypophyse, a une action prépondérante. Cette hormone, comme son nom l'indique, stimule le fonctionnement de la thyroïde. Rien d'étonnant, dès lors, si certains myxœdèmes ont pour origine une insuffisance de production de thyréostimuline. Cette action de l'hypophyse est elle-même fonction de l'activité thyroïdienne. En effet, on a constaté qu'une augmentation du taux d'hormones

thyroïdiennes dans le sang freine la sécrétion de thyréostimuline et inversement. Ceci nous montre la complexité des corrélations fonctionnelles.

b) **Action du système nerveux.** L'action du système nerveux sur l'activité de la thyroïde est prouvée par le fait que des émotions fortes et répétées peuvent déterminer des troubles thyroïdiens variés. L'intervention du système nerveux résulte de l'excitation des centres émotionnels de l'hypothalamus qui agiraient surtout sur la production hypophysaire de thyréostimuline.

Si nous tenons compte de l'action de la thyroxine sur le système nerveux, cet exemple nous montre une fois encore combien sont complexes les relations entre organes.

CONCLUSION

Nous venons de souligner une fois de plus la complexité des mécanismes entrant en jeu dans le fonctionnement de notre organisme. Mais ce qui frappe peut-être plus encore dans cette étude de la thyroïde, c'est la multiplicité des troubles qui peuvent résulter du mauvais fonctionnement d'un seul organe, soit qu'il agisse, comme la thyroïde, sur plusieurs organes par un ensemble d'hormones différant seulement par leur plus ou moins grande activité, soit qu'il y ait une grande diversité dans la nature et le rôle des hormones sécrétées, comme c'est le cas pour l'hypophyse. Si nous ajoutons à cela le fait que les hormones agissent à très faibles doses, nous comprendrons que l'équilibre fonctionnel de l'organisme puisse être facilement compromis.

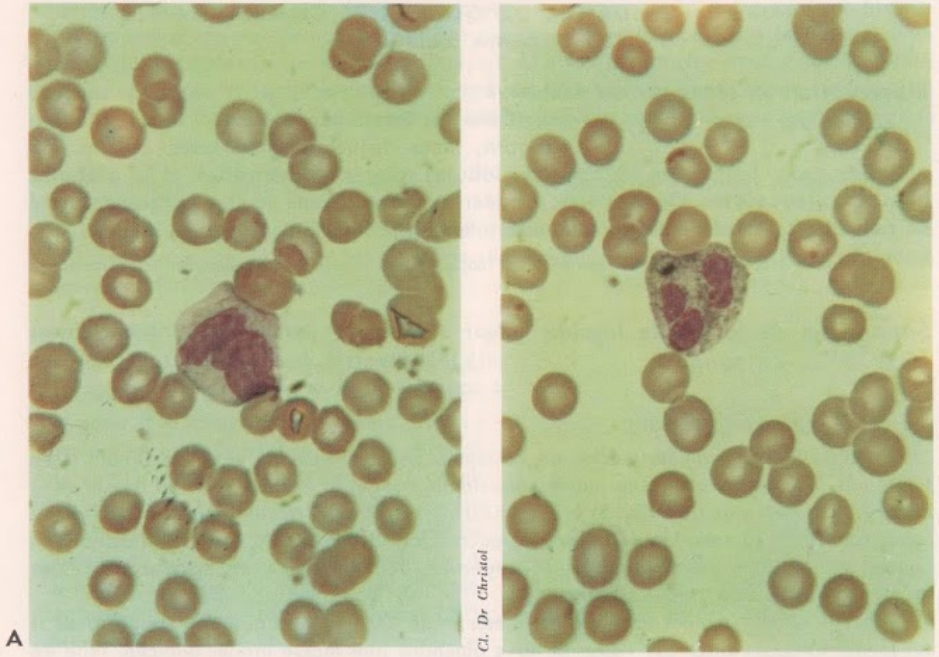


FIG. 1. - *Frottis sanguins colorés. On voit nettement que la périphérie des globules rouges est plus épaisse que le centre. En* A, *leucocyte mononucléaire ; en* B, *leucocyte polynucléaire (× 1000).*

LE SANG ET LE MILIEU INTÉRIEUR

Le terme de milieu intérieur fut créé par Claude Bernard pour désigner le liquide interstitiel qui baigne toutes les cellules du corps des animaux supérieurs, liquide dans lequel elles puisent constamment les éléments chimiques indispensables à leur fonctionnement et rejettent leurs sécrétions et leurs déchets. Or ce milieu liquide provient du passage des constituants du plasma sanguin à travers la paroi des capillaires sanguins, et il fait retour au sang sous la forme d'un liquide incolore, drainé par les vaisseaux lymphatiques : la lymphe. Il en résulte que la composition du milieu intérieur dépend étroitement de celle du sang. L'étude de ce dernier étant plus accessible, c'est par elle, ou plus exactement par l'étude de la composition du plasma sanguin, que nous commencerons ; puis nous examinerons son rôle dans la vie cellulaire, ainsi que la nécessité d'une régulation de ses caractères physico-chimiques. Étant donné le rôle particulier de l'élimination urinaire dans la constance de la composition sanguine, nous ferons suivre l'étude de la composition du plasma par celle de l'urine.

A - MISE EN ÉVIDENCE DE QUELQUES CONSTITUANTS DU PLASMA SANGUIN

Observation microscopique du sang

Observé au microscope (fig. 1) le sang apparaît essentiellement formé par un liquide, appelé **plasma sanguin,** dans lequel baignent des cellules, ou **globules,** parmi lesquels on distingue les **globules rouges,** ou **hématies,** et les **globules blancs,** ou **leucocytes.** On peut donc considérer le sang comme un tissu particulier formé de cellules dispersées dans une substance interstitielle liquide *.

* **Nota.** — Nous verrons ultérieurement (p. 166) comment procéder pour observer les constituants du sang.

Séparation de la partie liquide du sang

Pour séparer la partie liquide des globules qui y sont dispersés, deux solutions sont possibles : la coagulation et la sédimentation.

a) **Coagulation du sang.**

Recueillons du sang frais dans un récipient, par exemple du sang de Bœuf ; il ne tarde pas à se prendre en une masse consistante, rouge, le **caillot :** on dit que le sang coagule. Un peu plus tard (fig. 2) le caillot formé se rétracte, laissant exsuder un liquide jaune ambré, le **sérum.** Un peu plus tard encore, on distingue à la surface du caillot une couche mince, d'un blanc jaunâtre, la **couenne,** dont l'examen au microscope révèle qu'elle est formée de globules blancs.

Lavons alors le caillot sous un filet d'eau ; il se décolore, les globules rouges dont il est formé sont entraînés par l'eau, et nous obtenons une masse molle, blanche, faite de filaments enchevêtrés d'une matière appelée **fibrine.**

Plaçons une goutte de sang frais sur une lame, recouvrons d'une lamelle et observons au microscope. Au bout d'un moment (fig. 3), des filaments apparaissent dans le plasma

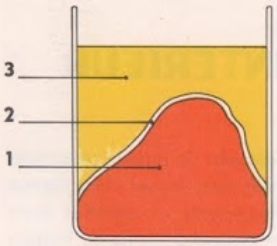


Fig. 2. - *Coagulation du sang.* 1. *Caillot.* 2. *Couenne.* 3. *Sérum.*

Cl. Fotogram-Bruneau

Fig. 3. - *Sang coagulé vu au microscope à contraste de phase.*

et enserrent peu à peu les globules dans un réseau dense : ce sont des filaments de fibrine. Or l'apparition de ces filaments de fibrine est due à la présence, dans le plasma, d'un constituant chimique soluble, le **fibrinogène,** qui, à l'air, se transforme en un corps insoluble : la fibrine. Cette transformation se réalise grâce à une enzyme dont l'action est liée à la présence d'ions Ca^{++}. Ainsi, **le sérum diffère du plasma par l'absence de fibrinogène** et l'on peut écrire :

sérum = plasma — fibrinogène et caillot = globules + fibrine.

L'intérêt de la coagulation est évident : c'est une véritable réaction de défense de l'organisme, puisque le caillot qui se forme sur une blessure arrête l'écoulement du sang, c'est-à-dire l'hémorragie.

b) **Sédimentation du sang.**

Étant donné ce qui précède, si l'on veut vraiment obtenir du plasma, il faut tout d'abord s'opposer à la coagulation du sang. Or on y parvient en additionnant le sang de produits tels que l'oxalate d'ammonium, ou le citrate de sodium, qui précipitent le calcium à l'état de sels insolubles. Il faut ensuite séparer les globules du plasma ; pour cela, il suffit (fig. 4) de laisser le sang au repos : les globules tombent lentement au fond du récipient. Cette sédimentation étant lente, on peut l'accélérer par la centrifugation du sang.

Remarquons que l'adjonction d'anticoagulants modifie la composition chimique du sang.

Cl. Van Campenhoud

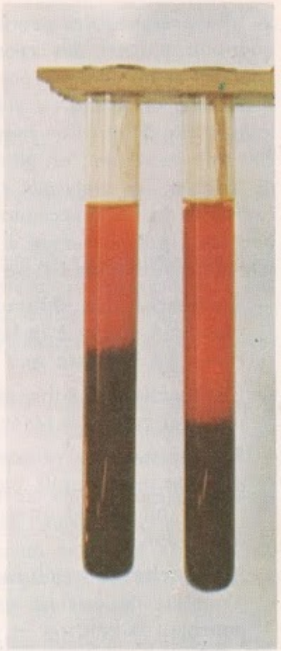


Fig. 4. *Sédimentation du sang oxalaté.*

Mise en évidence des principaux constituants chimiques du sérum de sang de Bœuf

a) **Mise en évidence des protides.**

Dans un tube à essais versons quelques centimètres cubes de sérum et chauffons. Au bout de quelques minutes **le sérum coagule.** Or nous savons que les protides coagulent par la chaleur. Vérifions la nature protidique de ce coagulum au moyen des réactions colorées des protides. A cet effet recueillons le coagulum et faisons-en deux parts que nous mettrons dans deux tubes à essais.

— **Essai de la réaction xanthoprotéique.** Dans un des tubes versons un peu d'acide nitrique et chauffons légèrement ; le coagulum prend une couleur jaune. Rejetons l'acide, rinçons le coagulum à l'eau et ajoutons un peu d'une solution ammoniacale : le coagulum prend une teinte jaune orangé.

— **Essai de la réaction du biuret.** Dans le second tube versons quelques centimètres cubes d'une solution de sulfate de cuivre. Laissons le coagulum s'en imprégner puis, après l'avoir rincé à l'eau, recouvrons-le d'une solution de soude : il prend une teinte violette *. La réaction xanthoprotéique et la réaction du biuret étant positives, nous sommes bien en présence d'un ou de plusieurs protides.

En réalisant les deux essais précédents sur la fibrine obtenue à partir de sang coagulé, par lavage du caillot sous un filet d'eau, on vérifiera que cette substance est également de nature protidique.

b) **Mise en évidence de sels minéraux.**

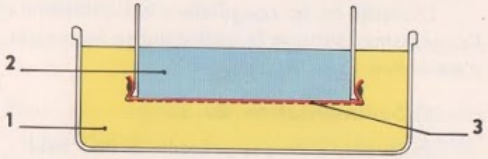


FIG. 5. - *Séparation par dialyse des protéines du sérum des autres substances dissoutes. 1. Cristallisoir rempli de sérum. 2. Dialyseur rempli d'eau distillée. 3. Membrane de cellophane renforcée avec de la gaze.*

La présence des protides masquant la plupart des réactions, il convient de les éliminer par dialyse. A cet effet on prend un grand cristallisoir (fig. 5) que l'on remplit avec 500 cm³ de sérum ; on plonge dans ce dernier un dialyseur dont la membrane est formée d'une feuille de cellophane renforcée par un morceau de gaze. Le dialyseur est rempli de 50 cm³ d'eau distillée. Au bout de 3 à 4 heures on a, dans le dialyseur, un dialysat sur lequel on recherchera les sels minéraux après l'avoir réparti dans plusieurs tubes à essais.

— **Recherche des chlorures.** Par action du nitrate d'argent, on obtient un précipité blanc qui noircit à la lumière ; pour affirmer que nous sommes en présence de chlorures, on vérifiera que ce précipité est insoluble dans l'acide chlorhydrique.

— **Recherche des sulfates.** Versons quelques gouttes de chlorure de baryum, il se forme un léger précipité blanc : le sérum contient donc des sulfates.

— **Recherche des phosphates.** Quelques gouttes de réactif ammoniaco-magnésien donnent un précipité blanc qui met en évidence la présence de phosphates. Avec le réactif nitromolybdique, on obtiendrait un précipité jaune de phosphomolybdate d'ammonium.

— **Recherche du calcium.** Avec l'oxalate d'ammonium, il se produit un précipité blanc d'oxalate de calcium qui traduit la présence de sels de calcium. Comprenez-vous pourquoi le calcium ne peut être recherché sur du plasma obtenu à partir de sang additionné d'un anticoagulant ?

c) **Mise en évidence du glucose.**

On vérifiera que le dialysat réduit la liqueur de Fehling à chaud. Il faut cependant opérer sur un dialysat préparé à partir de sang frais, car passé 24 heures on risque de ne plus trouver de glucose, celui-ci disparaissant sous l'action d'enzymes.

* **N.B.** — On peut faire cette réaction directement sur le sérum. Pour cela, à quelques centimètres cubes de sérum ajouter une quantité égale d'une solution de soude, puis quelques gouttes de sulfate de cuivre. Après agitation le contenu du tube se colore en violet.

Caractéristiques du plasma Des analyses plus précises que celles que nous venons de faire permettent de déterminer la composition qualitative et quantitative du plasma; dans un litre de plasma on trouve :

Eau	900 g
Sels minéraux (Chlorures, sulfates, phosphates, carbonates, associés aux ions Na+, K+, Mg++ ; le chlorure de sodium représente à lui seul 7 g.)	9 g
Protides (Sérumalbumine 40 à 50 g, sérumglobuline 20 à 30 g, fibrinogène 3 à 4 g, acides aminés 0,05 g à 0,1 g.)	70 à 80 g
Substances azotées non protidiques (Urée 0,3 g, acide urique 0,04 g.)	0,3 à 0,4 g
Glucides (glucose)	1 g
Lipides	5 à 10 g

Notons que le plasma renferme aussi des gaz dissous (oxygène, gaz carbonique), des hormones, des enzymes, des vitamines.

Il découle de ces analyses que le plasma est un liquide organique complexe constitué de 900 g d'eau et de 100 g de substances dissoutes, ces dernières se trouvant sous des états physiques variés : solutions vraies (sels minéraux, glucose, acides aminés), solutions colloïdales (sérumalbumine, sérumglobuline, fibrinogène), émulsions (fines gouttelettes lipidiques).

Il apparaît d'autre part que certains constituants du plasma existent en proportions rigoureusement constantes ; c'est le cas en particulier de l'eau, des sels minéraux et du glucose.

Il apparaît, enfin, que parmi les substances du plasma il en est qui sont des substances utiles indispensables à la vie des cellules (acides aminés, lipides, glucose, oxygène), alors que d'autres sont des déchets formés au cours du fonctionnement cellulaire (urée, acide urique, gaz carbonique). Ces dernières seront éliminées du corps, soit par la respiration (voir programme de 1re D), soit, comme nous allons le voir, par les urines.

Notons pour terminer que le plasma a une réaction voisine de la neutralité, et que cette réaction présente une remarquable fixité.

B - MISE EN ÉVIDENCE DE QUELQUES CONSTITUANTS DE L'URINE

L'urine humaine est un liquide de couleur jaune ambré, généralement limpide, présentant une réaction légèrement acide (elle rougit un papier de tournesol bleu). En 24 heures nous en rejetons un volume variable évalué en moyenne à 1,5 litre, dans lequel l'eau

représente à elle seule plus de 1 400 grammes. Recherchons donc quels sont les principaux constituants de l'urine.

Mise en évidence des sels minéraux

Faisons sur l'urine les mêmes essais qu'avec le dialysat obtenu à partir du sérum sanguin. Avec quelques gouttes de nitrate d'argent nous obtenons un précipité blanc noircissant à la lumière et insoluble dans l'acide chlorhydrique. Avec quelques gouttes de chlorure de baryum nous obtenons également un précipité blanc, de même avec le réactif ammoniaco-magnésien. Nous pouvons en conclure que l'urine contient des **chlorures,** des **sulfates,** des **phosphates.**

Des analyses précises montrent qu'un litre d'urine contient en moyenne 20 g de sels minéraux (chlorures 8 à 10 g, sulfates 2 g, phosphates 2 g, et carbonates associés aux ions Na^+, K^+, Ca^{++}, Mg^{++}). La presque totalité des chlorures est constituée par NaCl.

Mise en évidence des substances azotées

Prenons deux tubes à essais et remplissons-les aux trois quarts d'urine.

Dans le premier versons un peu d'eau de Javel ; une effervescence se produit : le gaz qui se dégage est de l'azote. L'eau de Javel agit comme un corps oxydant et décompose un constituant azoté de l'urine appelé **urée :**

$$2\ CO\ (NH_2)_2 + 3\ O_2 \longrightarrow 2\ CO_2 + 4\ H_2O + 2\ N_2$$

Dans le deuxième tube, ajoutons deux ou trois pastilles de potasse, chauffons, un dégagement de gaz se produit, reconnaissable à son odeur ; il s'agit d'ammoniac. Ce gaz (fig. 6) bleuit un papier de tournesol rouge placé à l'ouverture du tube. En plaçant à l'ouverture du tube une baguette de verre trempée dans de l'acide chlorhydrique on obtiendrait des fumées blanches de chlorure d'ammonium.

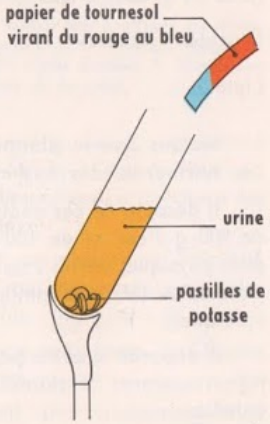


FIG. 6. - *Mise en évidence des substances azotées de l'urine.*

Des analyses plus précises, dont nous allons donner le principe, montreraient que l'urée est de loin le composé azoté le plus abondant ; un litre d'urine en contient en effet de 15 à 20 g. Les autres substances azotées de l'urine sont : l'acide urique 0,3 à 0,6 g par litre, l'acide hippurique, la créatinine. Notons qu'une faible quantité d'azote est éliminée sous forme d'ammoniaque.

Ajoutons enfin que l'urine contient des pigments (urobiline et urochrome), des acides gras volatils, des enzymes et des hormones.

Principe du dosage de l'urée

L'urée étant, nous venons de le voir, le principal déchet azoté de l'urine, on est souvent conduit, dans la pratique médicale, à la doser. Deux méthodes peuvent être employées :

Première méthode. Dans cette méthode on utilise un appareil appelé **uromètre** (fig. 7). Cet appareil comprend un petit flacon dans lequel on verse une quantité d'urine exactement mesurée (2 cm³). Ce flacon est placé dans un flacon plus grand, dans lequel

on verse de l'hypobromite de sodium ; c'est un corps chimique oxydant encore plus puissant que l'eau de Javel. On en met un excès (10 cm³) afin que toute l'urée que l'on veut doser soit décomposée par oxydation. On verse aussi dans ce flacon un excès (10 cm³) de solution de soude. Le grand flacon communique, au moyen d'un tube de caoutchouc, avec une cloche graduée renversée sur une cuve à eau.

Les flacons étant remplis, on fait affleurer l'eau au même niveau dans la cloche graduée et dans la cuve à eau. On mesure alors le volume V_1 d'air contenu dans l'ensemble de l'appareil. Cette opération terminée on agite le grand flacon de façon à renverser le petit flacon qu'il contient. L'urine se mélange alors à l'hypobromite de sodium et à la soude, et l'urée est rapidement décomposée suivant la réaction ci-dessous :

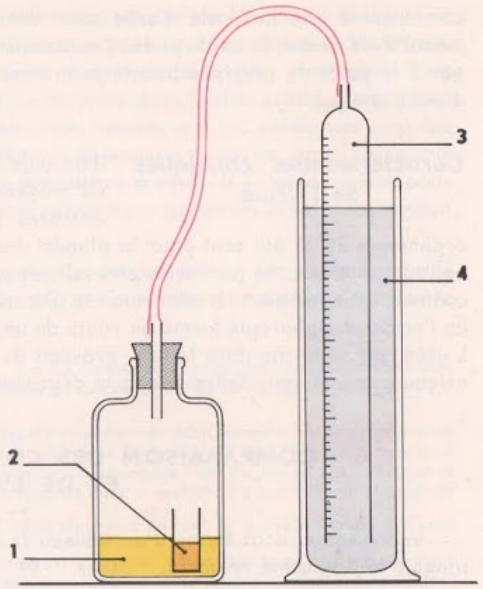


FIG. 7. - *Uromètre.* 1. *Hypobromite de sodium + soude.* 2. *Urine.* 3. *Cloche à gaz.* 4. *Cuve à eau.*

$$\underset{\text{urée}}{CO(NH_2)_2} + \underset{\text{hypobromite de sodium}}{3\ NaOBr} + \underset{\text{soude}}{2\ NaOH} \longrightarrow \underset{\text{carbonate de sodium}}{Na_2CO_3} + \underset{\text{bromure de sodium}}{3\ NaBr} + 3\ H_2O + N_2\nearrow$$

Lorsque l'effervescence cesse, la décomposition de l'urée est terminée. On fait alors affleurer à nouveau le niveau de l'eau dans la cloche graduée et dans la cuve. Soit V_2 le volume de gaz mesuré.

$V_2 - V_1 = V$ représente le volume d'azote dégagé par la décomposition de l'urée contenue dans 2 cm³ d'urine.

D'après l'équation de la réaction, on voit que 1 cg d'urée décomposée dégage environ 4 cm³ d'azote (3,73 cm³ exactement). On peut donc en déduire la quantité d'urée contenue dans un litre d'urine ; elle est donnée par la relation :

$$N = 0{,}01\ \frac{V}{4}\ \frac{1000}{2}\ g \quad \text{ou} \quad N = \frac{5\ V}{4}\ g$$

Si cette méthode de dosage est assez simple, elle n'est cependant pas très précise, car l'hypobromite ne décompose pas la totalité de l'urée ; par contre d'autres éléments azotées de l'urine sont décomposés.

Deuxième méthode. On précipite la totalité de l'urée contenue dans 2 cm³ d'urine par un corps chimique, le **xanthydrol,** en solution dans l'alcool méthylique (on utilise une solution à 10 %). Il se produit une réaction où deux molécules de xanthydrol se

combinent à une molécule d'urée pour donner un précipité de dixanthyl-urée. Or, la masse moléculaire de ce corps étant exactement 7 fois celle de l'urée, il suffit donc de diviser par 7 le poids du précipité obtenu pour avoir la quantité d'urée contenue dans le volume d'urine analysé.

Caractéristiques chimiques de l'urine Il découle de ce qui précède qu'un litre d'urine contient en moyenne 950 g d'eau pour 50 g de substances dissoutes (substances minérales 20 g et substances organiques 30 g) qui sont pour la plupart des substances de déchet provenant du métabolisme cellulaire. En particulier, les sulfates proviennent surtout de l'oxydation du soufre contenu dans les protides alimentaires. De même, les phosphates proviennent en partie de l'acide phosphorique formé au cours de la décomposition des protides par les cellules. L'urée, qui se forme dans le foie, provient de la dégradation des acides aminés. L'acide urique provient essentiellement de la dégradation des nucléoprotéides.

C - COMPARAISON DES COMPOSITIONS DU PLASMA ET DE L'URINE

Représentons sous forme d'un tableau la composition chimique moyenne du plasma sanguin et de l'urine normale.

Principaux constituants	Plasma sanguin en g/l	Urine en g/l
Eau	900	950
Sels : NaCl	7	10
Phosphates	0,04	2
Sulfates	0,02	2
Protides	80	0
Lipides	5	0
Glucose	1	0
Urée	0,3	20
Acide urique	0,03	0,6
Créatinine	0,01	1
Ammoniaque	Traces	0,5
Acide hippurique	0	0,8

Ce tableau nous permet de constater :

— que les protides, les lipides, le glucose, aliments cellulaires, ne se rencontrent pas dans l'urine normale. Vis-à-vis de ces substances, **les reins jouent un rôle de barrière ;**

— que l'acide hippurique et l'ammoniaque n'existent pas dans le plasma ; ces substances apparaissent comme des produits de sécrétion ; **les reins se comportent comme des organes sécréteurs ;**

— que, à l'exception de l'acide hippurique et de l'ammoniaque, tous les autres constituants de l'urine existent dans le plasma : **les reins se comportent donc comme des filtres.** Cependant, l'urée, l'acide urique, la créatinine sont toujours plus concentrés dans l'urine que dans le plasma, et on les retrouve toujours dans l'urine quelle que soit leur concentration dans le plasma : on dit, pour cette raison, que ces substances sont des **substances sans seuil.** Par contre le chlorure de sodium ne passe dans l'urine que si sa concentration dépasse 5 ‰ : c'est une **substance à seuil.** Il en est de même pour les autres sels et pour le glucose. Ce dernier passe dans les urines si sa concentration dans le sang atteint 1,7 ‰.

Ainsi les reins ne se comportent pas comme de simples filtres ; **les reins sont des filtres sélectifs qui assurent l'épuration du sang** et contribuent **à maintenir constante la concentration de certains constituants.**

Ce travail d'épuration des reins est considérable : 1 à 1,3 litre de sang passe par minute dans les reins chez l'Homme ; le débit de la filtration, déterminé à l'aide de colorants, est de 120 à 125 ml/mn, soit 170 à 180 litres par 24 heures.

Il est évident que le pouvoir épurateur des reins varie en fonction du débit urinaire. En ce qui concerne l'urée, le pouvoir épurateur, connu sous le nom de **« clearance » de l'urée** (de l'anglais « clearance blood », épuration du sang), est le rapport entre la quantité d'urée rejetée dans l'urine en une minute et sa concentration dans un cm³ de plasma. Cette clearance, appelée aussi « coefficient d'épuration », est évaluée au moyen de la formule $C = \frac{U \times V}{P}$ dans laquelle C est la clearance en cm³, U la concentration de l'urée dans l'urine, P la concentration de l'urée dans le plasma, V le volume d'urine rejeté en une minute. Pour l'urée C = 75, c'est-à-dire que, en une minute, les reins peuvent enlever la totalité de son urée à 75 cm³ de plasma.

D - LE SANG, LIQUIDE DE TRANSPORT DES ÉLÉMENTS UTILISÉS PAR LES CELLULES ET DES DÉCHETS DU MÉTABOLISME

Le sang, endigué dans un système clos de vaisseaux, ne doit pas être confondu avec le liquide interstitiel dans lequel vivent nos cellules et, si la composition du plasma sanguin diffère peu de celle du milieu intérieur, son rôle n'en est pas moins très différent. Comme nous allons le préciser, le sang est essentiellement un liquide de transport, véritable intermédiaire, non seulement entre le milieu intérieur proprement dit et le milieu extérieur, mais aussi, comme nous avons déjà eu l'occasion de le voir, entre toutes les cellules.

Le sang, liquide de transport des gaz de la respiration Nous savons déjà (voir programme de 1re D) que nos cellules respirent, c'est-à-dire absorbent de l'oxygène et rejettent du gaz carbonique. C'est avec le milieu intérieur qu'elles accomplissent ces échanges, mais c'est le sang qui assure le transport de l'oxygène des poumons au milieu intérieur et le transport du gaz carbonique du milieu intérieur aux poumons.

Nous savons, en effet, qu'au niveau des poumons le sang se charge d'oxygène ; c'est le sang rouge dans lequel l'oxygène se trouve essentiellement sous la forme d'une combinaison instable, l'oxyhémoglobine. Une très petite quantité d'oxygène, 5 ‰ seulement, est à l'état dissous dans le plasma. Au niveau des tissus, en raison de la faible concentration du milieu intérieur en oxygène et de sa forte teneur en gaz carbonique, l'oxyhémoglobine se dissocie, libérant l'oxygène qui est immédiatement utilisé par les cellules.

poumons milieu int.
O_2 ⟶
⟵ CO_2

Hb → hémoglobine.

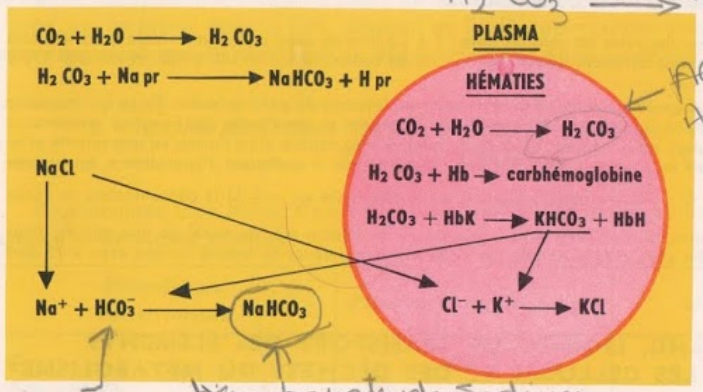
Du fait même de la forte teneur du milieu intérieur en gaz carbonique, produit au cours des réactions du métabolisme cellulaire, le sang se charge alors de gaz carbonique et fait retour aux poumons. Rappelons (fig. 8) que la fixation du gaz carbonique par le sang se fait de plusieurs manières :

— 5 % du CO_2 se trouvent à l'état dissous dans le plasma :

— 70 % environ sont fixés dans le plasma, une partie combinée aux protéines du plasma, une autre, la plus importante, sous forme de bicarbonate de sodium ($NaHCO_3$). En effet, grâce à une enzyme, le CO_2 se transforme en acide carbonique suivant la réaction :

$$CO_2 + H_2O \longrightarrow H_2CO_3$$

$$H_2CO_3 \rightleftharpoons H^+ + HCO_3^-$$



Acide lactique
Acide carbonique

FIG. 8. - *Schéma résumant les principales réactions de fixation du gaz carbonique par le sang. (Le gaz carbonique dissous dans le plasma représente 5 % du gaz carbonique fixé). pr = protéines du plasma.*

sel bicarbonate

bicarbonate de sodium acide

Une partie de l'acide carbonique formé est neutralisée par les sels que les protéines du plasma forment avec le sodium (fig. 8) :

$$H_2CO_3 + Na\ pr \longrightarrow Na\ HCO_3 + H\ pr$$

Une autre partie de l'acide carbonique, celle qui se forme dans les hématies, est fixée par leur intermédiaire sous forme de carbonate acide de potassium qui, après dissociation, se retrouve dans le plasma sous forme de carbonate acide de sodium (fig. 8).

— 25 % environ se trouvent dans les hématies, sous forme de carbhémoglobine.

Au niveau des poumons, les réactions inverses se produisent, le gaz carbonique passe dans l'atmosphère alors que l'oxygène de l'air est fixé par le sang.

Le sang, liquide de transport des aliments

Nous avons appris (programme de 1re D) que les aliments que nous absorbons sont transformés au cours de la digestion en petites molécules susceptibles de passer dans le milieu intérieur. Or l'analyse du sang montre qu'au niveau de la partie absorbante de l'intestin, le plasma sanguin se charge en eau, sels minéraux, glucose et acides aminés, tandis que le glycérol et les acides gras, provenant de la digestion des lipides, passent dans les chylifères où on les retrouve sous forme de lipides. Cependant,

comme les chylifères font partie du système lymphatique et que les voies lymphatiques aboutissent dans les voies sanguines, les lipides se retrouvent finalement dans le sang où ils se présentent sous forme de fines gouttelettes.

Mais que vont devenir ces divers produits de la digestion ? Pour la plupart, ils seront véhiculés immédiatement dans toutes les parties du corps où ils serviront soit à compenser les pertes et à réparer l'usure des tissus, soit, lors de la croissance, à élaborer des tissus nouveaux, soit encore à la production d'énergie.

Il est cependant des substances qui, n'étant pas utilisées immédiatement, seront mises en réserve en vue d'une utilisation ultérieure. C'est par exemple le cas des lipides et du glucose. Des expériences ont montré que le glucose est en grande partie mis en réserve dans le foie sous forme de glycogène pour être libéré ensuite au fur et à mesure des besoins. Il s'agit là d'une importante fonction du foie qui a pour effet de maintenir constant le taux du glucose sanguin. Cette fonction est sous la dépendance de nombreux facteurs hormonaux et nerveux. Toute élévation de la glycémie aboutit à un rejet de glucose dans les urines.

Le sang, liquide de transport de déchets

Nous venons de voir que certains aliments véhiculés par le sang sont, soit immédiatement utilisés, soit mis en réserve. Mais qu'advient-il de ceux en excès qui ne sont pas mis en réserve ?

Le cas de l'eau est bien connu ; tout le monde sait que si l'apport d'eau dépasse les besoins, il en résulte automatiquement une augmentation du débit urinaire, preuve que les reins règlent la teneur en eau du sang. Il en est du reste de même pour les sels minéraux, en particulier pour le chlorure de sodium, dont l'excès se trouve éliminé par les reins. L'eau, les sels minéraux en excès apparaissent dans ce cas comme de véritables déchets.

Le rôle du sang apparaît plus net encore dans le cas des protides. En effet les acides aminés en excès ou inutilisables (comme les acides aminés provenant de l'usure des tissus) sont transformés par le foie en urée. De même, le foie transforme les nucléoprotéides en acide urique. Or, acide urique et urée sont de véritables déchets que le sang véhicule du foie aux reins, où ils sont éliminés.

Ce rôle de transporteur de déchets nous était du reste déjà apparu quand nous avons parlé du transport du gaz carbonique, puisque ce gaz est, en fait, un déchet du métabolisme cellulaire que le sang transporte des cellules aux poumons.

Conclusion. Il découle de tout ce qui précède que le sang est un intermédiaire grâce auquel les échanges entre nos cellules et le milieu intérieur deviennent des échanges entre nos cellules et le milieu extérieur. Il ne faudrait cependant pas oublier que le sang est aussi un intermédiaire entre nos cellules. C'est par lui, en effet, que sont véhiculées les hormones et nous pouvons dire, de ce fait, que le sang est aussi un **liquide de transport de facteurs du fonctionnement cellulaire.**

E - NÉCESSITÉ DE LA CONSTANCE DU MILIEU INTÉRIEUR RÔLE PARTICULIER DE L'ÉLIMINATION URINAIRE

Vous n'avez pas été sans remarquer, au cours des paragraphes précédents, que le sang a une composition chimique et des propriétés physiques remarquablement constantes.

Nous allons voir ici, sur quelques exemples, pourquoi le maintien de la constance du milieu intérieur est nécessaire, et cela nous conduira à préciser quel rôle jouent ici les reins.

Nécessité de la constance de l'équilibre acido-basique

Nous savons que l'état acide ou basique d'un milieu est en rapport avec la concentration de ce milieu en ions H+, autrement dit avec son pH*. Qu'adviendrait-il si le pH sanguin, qui normalement est de 7,4, donc très légèrement alcalin, s'écartait de cette valeur ?

De nombreuses observations cliniques montrent que des variations, même minimes, du pH s'accompagnent de troubles. Par exemple, si le pH tombe au-dessous de 7, le sang s'acidifie ; on dit qu'il y a **acidose,** et l'Homme entre dans le coma. Ce phénomène s'observe dans les cas d'acidose diabétique. Inversement, si le pH s'élève, le sang devient alcalin, il y a **alcalose,** des maux de tête apparaissent et si le pH dépasse 8, on observe des crises de tétanie. Or, les causes qui tendent à modifier le pH sont nombreuses. Ainsi une alimentation carnée tend à acidifier le sang : la dégradation des protides libère des acides sulfuriques et phosphoriques. De même le travail musculaire tend à faire baisser le pH, puisque le gaz carbonique libéré se transforme en acide carbonique. Par contre, une alimentation végétarienne est alcalinisante. Il en est de même pour la sécrétion d'acide chlorhydrique par la muqueuse gastrique ; en effet, l'acide chlorhydrique se forme aux dépens du chlorure de sodium du sang, dont le sodium libéré se transforme en soude.

L'acidose consécutive au travail musculaire est amortie, nous le savons déjà, grâce aux sels de sodium du plasma et aux sels de potassium des globules. C'est la raison pour laquelle on dit de ces sels que ce sont des **substances tampons.**

Ce sont encore les sels de sodium du plasma, et plus spécialement le bicarbonate de sodium, représentant ce que l'on appelle la **réserve alcaline du sang,** qui interviennent dans les autres cas où le pH risque de baisser.

Supposons qu'un acide fort, donc complètement dissocié, soit introduit dans le sang ; il sera neutralisé, notamment par le bicarbonate de sodium, et remplacé par un acide faible, l'acide carbonique, conformément à la réaction :

$$HCl + NaHCO_3 \longrightarrow H_2CO_3 + NaCl$$

Mais que se passe-t-il dans les cas où il y a risque d'alcalose ? Pour le comprendre, il faut savoir que les sels tampons du sang sont toujours associés à un acide faible correspondant. Ainsi, au bicarbonate de sodium correspond le système tampon :

bicarbonate de sodium ($NaHCO_3$), acide carbonique (H_2CO_3)

Supposons donc qu'une substance basique soit introduite dans le sang, comme cela se produit au cours de la digestion gastrique ; elle va se trouver neutralisée conformément à la réaction suivante :

$$NaOH + H_2CO_3 \longrightarrow NaHCO_3 + H_2O$$

Pour efficaces qu'elles soient, les substances tampons ne sauraient cependant amortir les variations du pH dans le cas d'un apport massif d'acide ou de base. Aussi l'effet de ces substances tampons est-il complété par l'intervention des poumons et des reins. S'il y a

* pH : voir page 189.

risque d'acidose, la ventilation pulmonaire s'accélère, ce qui a pour effet d'accélérer l'élimination du CO_2, donc de faire remonter le pH. De leur côté les reins éliminent alors des acides * et le pH de l'urine s'abaisse.

D'autre part s'il y a risque d'alcalose, les reins éliminent des bicarbonates et l'urine devient alcaline. Comprenez-vous pourquoi, chez l'Homme, le pH urinaire oscille entre 5 et 7 suivant l'alimentation ? De leur côté les poumons interviennent : il y a ralentissement de la ventilation pulmonaire, ce qui a pour effet d'accumuler de l'acide carbonique dans le sang.

Nécessité de la constance de la composition sanguine

Vous savez certainement que des troubles plus ou moins graves surviennent à la suite d'une baisse ou d'une élévation (diabète) du taux de glucose sanguin. Ce taux doit donc être constant. Il en est de même pour plusieurs des constituants du plasma. Nous allons, ici, étudier la nécessité du maintien de la concentration du plasma en sels, notamment en chlorure de sodium.

Qu'adviendrait-il donc si le plasma subissait une perte d'eau même légère ?

L'observation montre qu'il en résulterait une sensation de soif accompagnée de faiblesse. Les mêmes faits s'observent si la concentration du plasma en chlorure de sodium augmente. C'est que, en effet, une perte d'eau se traduit par une augmentation de la concentration sanguine. Or nous verrons (chap. 11) que si des cellules sont placées dans un milieu plus concentré en sels que celui où elles vivent, elles perdent de l'eau. Ce phénomène, connu sous le nom de plasmolyse, est expliqué par le fait que la pression osmotique du nouveau milieu est plus élevée que celle du milieu normal.

Inversement qu'adviendrait-il si le plasma contenait un excès d'eau ?

Là encore, il apparaîtrait des troubles, en particulier des nausées et des maux de tête. Dans ce cas tout se passe comme si la concentration en sels du plasma avait diminué. Or nous verrons également (chap. 11) que si des cellules sont placées dans un milieu moins concentré en sels que celui où elles vivent, elles se gorgent d'eau (phénomène de turgescence) ou subissent une altération profonde comme c'est le cas pour les globules rouges qui laissent diffuser leur hémoglobine (phénomène d'hémolyse). Ces phénomènes sont liés au fait que le nouveau milieu a une pression osmotique plus faible que le milieu normal.

Dans un cas comme dans l'autre, **les reins jouent un rôle de premier plan dans le maintien de la pression osmotique.** En effet, si la pression osmotique augmente, on observe une diminution de l'élimination de l'eau et un accroissement de l'élimination du chlorure de sodium ; l'urine est de ce fait moins abondante et plus concentrée. Inversement, si la pression osmotique diminue, l'élimination de l'eau augmente, l'excrétion des sels diminue, et l'urine est plus diluée.

Notons que cette activité des reins ne contribue pas seulement au maintien de la pression osmotique du sang. En effet, des variations de la quantité d'eau contenue dans le sang entraînent aussi une modification de la masse sanguine, modification qui a des répercussions sur la pression artérielle ; on peut donc dire que **les reins jouent un rôle dans le main-**

* **Nota.** — Il nous faut signaler que, à l'exclusion de l'acide urique, les reins n'éliminent pas les acides à l'état libre, mais sous forme de sels ; ainsi, l'acide phosphorique est éliminé sous forme de phosphate monosodique (NaH_2PO_4).

tien de la pression artérielle. Ils interviennent du reste aussi dans les cas où la variation de la pression artérielle est indépendante de la masse sanguine. En effet, toute variation de la pression artérielle, quelle qu'en soit la cause, entraîne la mise en jeu de mécanismes régulateurs particuliers, mais les reins interviennent dès que ces mécanismes se révèlent insuffisants. C'est ainsi qu'une augmentation de pression prolongée provoque une augmentation de la diurèse et inversement. On sait, par exemple, que sous l'influence du froid il se produit une vaso-constriction cutanée qui entraîne automatiquement une augmentation du débit urinaire. Cependant, dans ces cas, la variation de pression étant indépendante de la composition sanguine, on constate que les reins éliminent à la fois de l'eau et des sels.

Notons pour terminer que l'élimination des sels minéraux par les reins n'a pas pour seul effet de régler la pression osmotique. En effet, nous savons que les sels s'ionisent et que le plasma contient ainsi des ions Na^+, K^+, Ca^{++}, Mg^{++}. Or, toute variation de la teneur en ces ions a des répercussions sur le fonctionnement organique. Les ions Na^+ et K^+ d'une part, et Ca^{++} d'autre part, ont une action antagoniste sur le cœur. Les ions Na^+ et K^+ arrêtent le cœur en diastole, les ions Ca^{++} l'arrêtent en systole. Cet antagonisme des ions Na^+, K^+ et Ca^{++} se manifeste du reste pour toutes les cellules. Ainsi, une baisse du taux du calcium sanguin se traduit par une augmentation de l'excitabilité des cellules nerveuses, puis par de véritables crises de tétanie. On peut donc dire que **les reins jouent un rôle dans le maintien de la composition ionique du sang.** Il ne faudrait cependant pas croire qu'ils sont seuls à intervenir ; les mécanismes régulateurs de la composition ionique sont en effet nombreux et complexes.

Importance de l'élimination urinaire

Il découle de tout ce qui précède que des variations même minimes des propriétés physico-chimiques du milieu intérieur ne pourraient se produire sans provoquer des désordres plus ou moins graves. Or, en dépit des apports et des pertes qui, à tout moment, risquent de compromettre l'équilibre du milieu intérieur, celui-ci conserve une remarquable fixité dans sa composition et ses propriétés. Cependant cet équilibre n'est maintenu qu'au prix d'un incessant travail de régulation aux mécanismes minutieux et complexes, ainsi que nous avons pu en juger lors de l'étude de la régulation de la glycémie. Parmi les nombreux organes qui interviennent dans ces mécanismes, il apparaît que les reins jouent un rôle fondamental. Les reins n'assurent pas seulement l'élimination de déchets du métabolisme, ils interviennent dans l'équilibre de la composition sanguine, notamment dans l'équilibre de l'eau et des sels et, de ce fait, dans l'équilibre de la pression osmotique et dans celui de la composition ionique. Ils interviennent, d'autre part, dans l'équilibre acido-basique et contribuent ainsi à maintenir le pH sanguin. Enfin, ils interviennent dans la régulation de la pression artérielle.

Sans qu'il soit possible ici d'entrer dans les détails, signalons que cette activité régulatrice des reins est commandée par de nombreux facteurs, à savoir :

— **des facteurs mécaniques :** une augmentation du débit sanguin au niveau du rein entraîne une augmentation de la diurèse et inversement ;

— **des facteurs humoraux :** le fonctionnement des reins est directement influencé par la teneur en eau et NaCl du sang ;

— **des facteurs nerveux :** bien qu'il n'y ait pas de nerfs sécrétoires, le système nerveux intervient sur l'activité des reins en modifiant le calibre des vaisseaux sanguins à leur niveau. Ainsi une vaso-constriction rénale entraîne une diminution de la diurèse et inversement ;

— **des facteurs hormonaux :** deux glandes jouent un rôle important dans le fonctionnement des reins ; ce sont le lobe postérieur de l'hypophyse, qui sécrète **une hormone antidiurétique,** et les surrénales.

L'hormone antidiurétique post-hypophysaire exerce un rôle de frein sur l'élimination de l'eau par les reins. Sa sécrétion dépend d'un centre situé dans l'hypothalamus, centre qui est lui-même excité, directement ou indirectement, par la pression osmotique. Si la pression osmotique augmente, il y a sécrétion d'hormone, ce qui freine l'élimination de l'eau. Inversement, une baisse de la pression osmotique freine la sécrétion hypophysaire et l'élimination de l'eau augmente.

Bien qu'une sécrétion d'adrénaline puisse avoir une répercussion sur le débit urinaire (elle augmente la diurèse), le rôle des surrénales réside surtout dans la sécrétion, par la cortico-surrénale, d'une hormone appelée **aldostérone.** La sécrétion de cette hormone, liée à la composition du plasma, freine l'élimination du chlorure de sodium.

CONCLUSION

Une fois de plus nous ne pouvons qu'être frappés par la remarquable unité fonctionnelle de notre organisme. Sans doute le maintien de l'équilibre du milieu intérieur exige-t-il un travail incessant et l'intervention de nombreux organes, mais, grâce à ce travail, nos cellules, et par conséquent l'organisme tout entier, possèdent une remarquable autonomie vis-à-vis du milieu extérieur. Pour nous en convaincre, pensons seulement à l'influence des variations de température du milieu extérieur sur l'activité des organismes dont la température interne varie comme celle du milieu extérieur. La lutte permanente de notre organisme pour la constance du milieu intérieur s'accompagne sans doute d'une importante dépense d'énergie, mais, comme l'a écrit Claude Bernard, « la constance du milieu intérieur est la condition de la vie libre ».

DEUXIÈME PARTIE

LA CELLULE

QUELQUES ASPECTS DE LA VIE CELLULAIRE

Cl. Microscope Nachet-Paris — Cl. Institut Pasteur

FIG. 1. - *A gauche : grand microscope optique de recherches. A droite : microscope électronique.*

ORGANISATION DE LA CELLULE

Le mot « cellule » fut utilisé dès 1667 pour désigner des alvéoles observés au microscope dans une coupe de liège. Oublié puis réintroduit près de 150 ans plus tard, il est alors définitivement adopté. Communément, ce terme évoque une « forme » petite, invisible à l'œil nu, bien que ce dernier point ne soit pas toujours vrai, puisque les jaunes d'œufs d'Oiseaux sont des cellules. La notion de cellule s'est élaborée grâce aux progrès de l'optique, qui ont fait reculer les limites de l'observation. Les découvertes, d'abord morphologiques, se sont étendues au fonctionnement cellulaire, et c'est à ce double point de vue que nous étudierons la cellule.

Dès l'Antiquité, on connaissait les propriétés grossissantes des lentilles de verre. Au XIIIe siècle elles étaient couramment utilisées par tous ceux qui maniaient de petits objets. Mais il a fallu attendre le début du XVIIe siècle pour que des savants utilisent les lentilles dans leurs recherches. Très vite apparut le terme de microscope pour désigner une simple lentille montée, appelée loupe aujourd'hui, ou une combinaison de lentilles qui a donné le microscope optique actuel, dit « à fond clair ». Malgré les progrès dans l'art de tailler le verre, l'utilisation de la lumière ordinaire

*limitait, par sa longueur d'onde, le pouvoir séparateur * des microscopes. Vers 1930, l'utilisation d'un faisceau d'électrons se déplaçant dans le vide et influencé par des « lentilles » appropriées, permet de recueillir des images sur écran fluorescent. Après photographie, l'agrandissement atteint 100 000, 200 000 et plus.*

La connaissance des constituants cellulaires s'est donc faite en deux étapes : la première est marquée par les apports du microscope ordinaire, la seconde aboutit à l'ultrastructure cellulaire, grâce au microscope électronique et aux progrès de la chimie-physique.

I. OBSERVATION DE CELLULES AU MICROSCOPE OPTIQUE

A - CELLULES VÉGÉTALES

Épiderme d'Oignon Un bulbe d'Oignon, coupé verticalement (fig. 2), montre une tige courte appelée **plateau** qui porte un faisceau de **racines adventives** et des **tuniques,** emboîtées les unes dans les autres, représentant la base de feuilles. Les plus externes sont desséchées, les autres sont gorgées de réserves. Dans l'axe, un bourgeon est enveloppé de tuniques minces. On choisit une tunique interne charnue et on soulève sur la face interne concave une fine pellicule, l'**épiderme.** Pour chaque observation (fig. 3), on en découpe un fragment de quelques millimètres carrés.

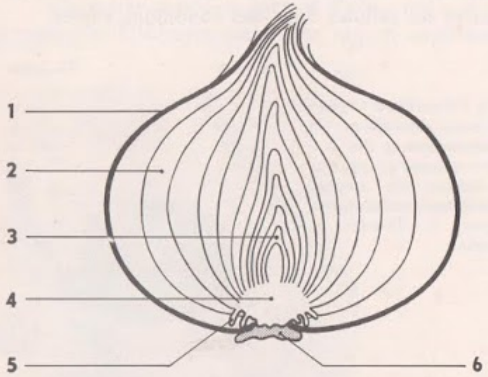


FIG. 2. - *Bulbe d'Oignon. Coupe verticale.* 1. *Écailles sèches.* 2. *Écailles charnues.* 3. *Bourgeon.* 4. *Plateau (tige très courte).* 5. *Racines en voie de développement.* 6. *Racines desséchées de l'année passée.*

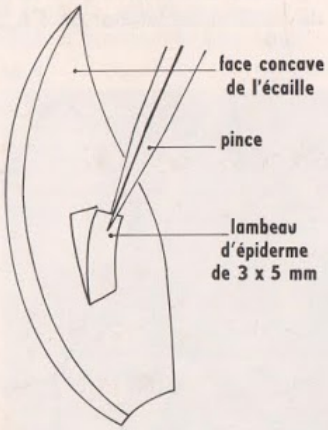


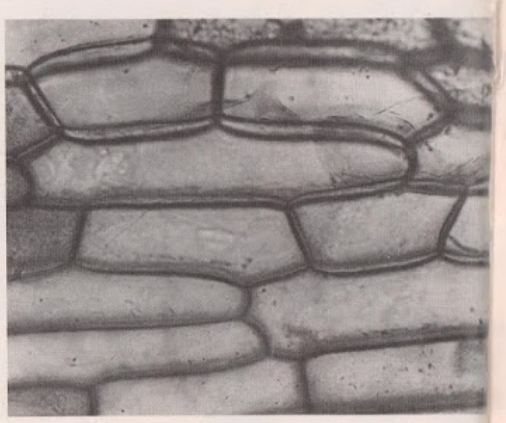
FIG. 3. - *Prélèvement d'un lambeau d'épiderme d'Oignon.*

* Le pouvoir séparateur peut être défini par la distance minimale en-deçà de laquelle il n'est plus possible de percevoir l'écartement de deux points : œil normal, 100 μ ; microscope ordinaire, 0,2 μ ; microscope électronique, 0,004 μ.

1° Observation au faible grossissement, sans coloration.

Un fragment est placé dans une goutte d'eau, entre lame et lamelle, et observé au faible grossissement du microscope. L'épiderme apparaît formé d'un ensemble d'éléments plus longs que larges (fig. 4) : 200 à 300 μ sur 30 à 50 μ. En faisant varier la mise au point, l'image ne disparaît pas mais devient seulement floue. Il existe donc **une troisième dimension** de quelques microns ; d'ailleurs, en enlevant la lamelle, l'épiderme tend à se soulever et, par endroits, de petits volumes sont vus en perspective (fig. 4). Des figures à peu près semblables, observées dans une coupe de liège, avaient été comparées à de « petites chambres », ou **cellules** (du latin : cellula).

X 200



Cl. Saucet

FIG. 4. - *Épiderme d'Oignon vu en perspective (sans lamelle).*

Toujours au faible grossissement, on découvre dans chaque cellule une différenciation plus réfringente : le **noyau.**

2° Observation au fort grossissement, sans coloration (fig. 5).

Cette observation peut se faire dans de l'eau de conduite ou mieux dans une goutte de solution de saccharose à 6 %, pour placer les cellules dans des conditions vitales.

Cl. Saucet X 400

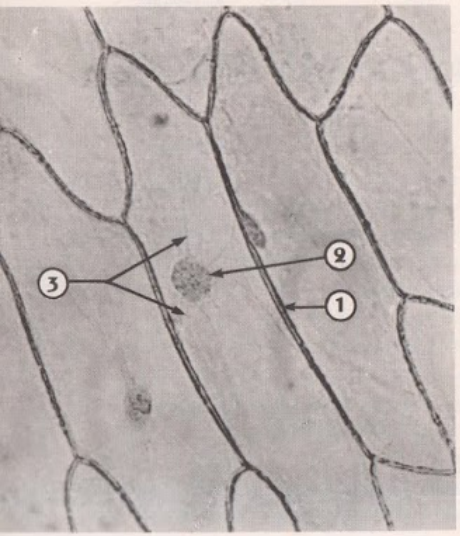


FIG. 5. - *Épiderme d'Oignon observé sans coloration. On distingue nettement des travées de cytoplasme qui partent de la région du noyau. 1. Membrane cellulosique. 2. Noyau. 3. Travées de cytoplasme.*

X 1 500 Cl. Saucet

FIG. 6. - *Épiderme d'Oignon : noyau et pores de la membrane squelettique.*

La cellule apparaît limitée par un cadre percé de **pores** ou **ponctuations** (fig. 6) ; ce cadre, essentiellement constitué de cellulose, a été appelé **membrane cellulosique.** Celle-ci paraît commune à deux cellules voisines. En réalité une mince lame, ou **lamelle moyenne,** faite de composés pectiques (glucides) sépare la membrane en deux.

Le noyau, qui mesure de 10 à 15 μ de diamètre, est bien délimité ; il existe en effet une **membrane nucléaire.** A l'intérieur, on distingue seulement une ou plusieurs sphérules brillantes : **les nucléoles.** La masse du noyau, apparemment homogène, est constituée, en réalité, de **chromatine** baignant dans le **nucléoplasme** (fig. 26, p. 171). La chromatine présente une très grande affinité pour les colorants, d'où son nom.

En faisant varier la mise au point du microscope, une plage granuleuse se dessine autour du noyau. Cette substance granuleuse, qui représente le **cytoplasme,** apparaît dans les angles de la cellule, s'étire en une mince couche sur son pourtour. Elle peut former des travées recoupant la partie centrale homogène, mal délimitée sans coloration.

Le noyau peut être invisible dans la cellule ou présenter deux aspects : fusiforme ou circulaire. Pour interpréter ces observations différentes, il faut se rappeler que la cellule est un volume, et que le noyau est toujours dans le cytoplasme réparti à la périphérie de la cellule. Le noyau, qui a la forme d'une lentille, se trouve parfois sur une face latérale de la cellule ; il est alors vu de profil et de ce fait fusiforme ; s'il est sur la face supérieure, on le voit circulaire ; s'il baigne dans le cytoplasme de la face inférieure, il n'apparaît pas.

3° Observation au fort grossissement, après coloration au rouge neutre.

Deux petits fragments sont placés quelques minutes dans une solution de rouge neutre à 0,5 g par litre. Après rinçage dans l'eau distillée, l'un est monté entre lame et lamelle dans une goutte d'eau, l'autre est immergé dans une solution de saccharose concentré, à 40 % par exemple.

Le premier lambeau permet d'observer une vaste cavité centrale, colorée en rouge : **la vacuole.** Elle correspond à la région apparemment homogène, mentionnée plus haut,

Cl. Saucet X 400

FIG. 7. - *Épiderme d'Oignon, coloration au rouge neutre. 1. Cytoplasme. 2. Noyau incolore (cellule vivante). 3. Vacuole colorée. 4. Noyau coloré dans une cellule morte.*

X 600 Cl. Saucet

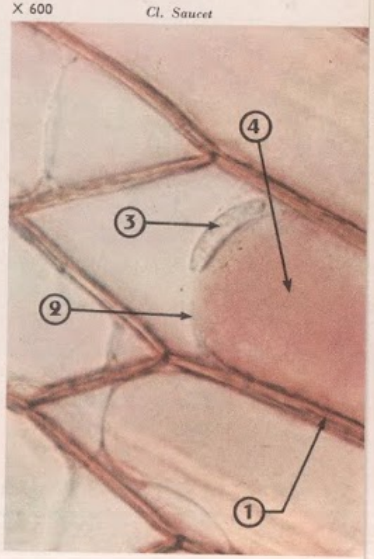


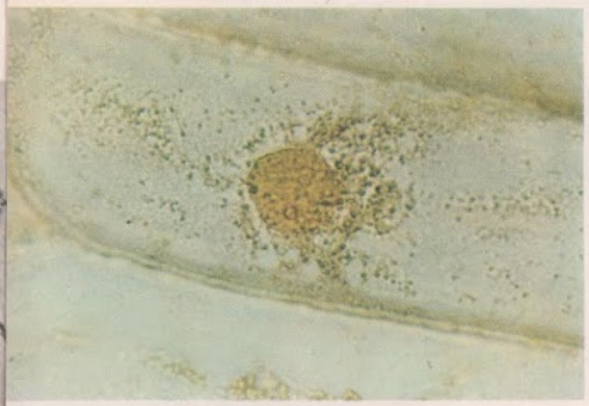
FIG. 8. - *Épiderme d'Oignon coloré par le rouge neutre et plongé dans une solution de saccharose à 40 %. 1. Membrane cellulosique. 2. Cytoplasme limité par la membrane cytoplasmique. 3. Noyau. 4. Vacuole.*

et limitée par le cytoplasme. Ce dernier, non coloré, est bien visible dans les angles de la cellule et autour du noyau s'il se trouve dans le plan d'observation (fig. 7). Sur la même préparation, le rouge neutre a pu colorer le cytoplasme et le noyau ; dans ce cas, la cellule est morte. Sur une cellule vivante, le rouge neutre est un colorant **spécifique** de la vacuole ; employé à faible dose, il ne tue pas la cellule : **c'est un colorant vital.**

Le lambeau coloré au rouge neutre et placé dans la solution de saccharose concentré est monté entre lame et lamelle dans une goutte de la solution de saccharose. Les cellules vivantes montrent une vacuole rétractée (fig. 8), bordée d'une couche de cytoplasme. Entre la membrane cellulosique et le cytoplasme, il y a absence de constituants cellulaires. Nous expliquerons plus loin cette rétraction de la vacuole mais nous pouvons déduire que, pour suivre la vacuole, le cytoplasme doit être relativement indépendant de la membrane cellulosique. Cependant, il reste toujours attaché à la membrane cellulosique par quelques points. Ceci suppose une membrane, la **membrane cytoplasmique** que la microdissection a mis en évidence mais qui est trop fine pour être visible.

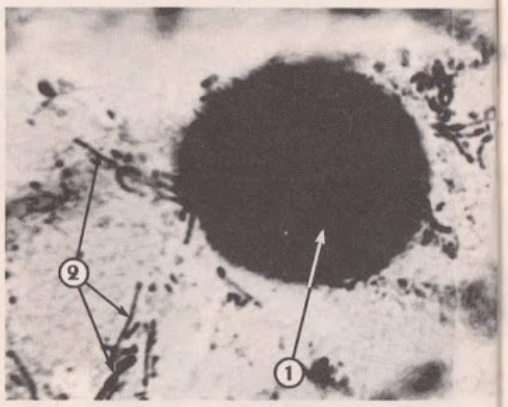
4° Observation après fixation et coloration.

La fixation consiste à immobiliser les constituants cellulaires, à tuer la cellule sans la désorganiser. On peut utiliser l'eau iodée concentrée (4 g d'iode + 6 g d'iodure de potassium pour 100 cm³ d'eau distillée) qui joue le rôle de fixateur et colore en jaune certains constituants (fig. 9). Une autre méthode de fixation permet de mieux conserver des organites particulièrement fragiles. Le fixateur utilisé est alors le Zenker-formol (pour 100 cm³ d'eau distillée : 1 g de sulfate de sodium, 5 g de bichlorure de mercure, 2,5 g de bichromate de potassium + 10 cm³ de formol neutralisé à 10 %). Après une heure, l'épiderme est placé dans une solution saturée de bichromate de potassium. L'observation est alors possible sans coloration. On peut toutefois colorer la préparation au bleu de toluidine au 1/10 (1/2 heure).



× 600 *Cl. Saucet*

FIG. 9. - *Épiderme d'Oignon coloré par le réactif iodo-ioduré.*



× 2 000 *Cl. Saucet*

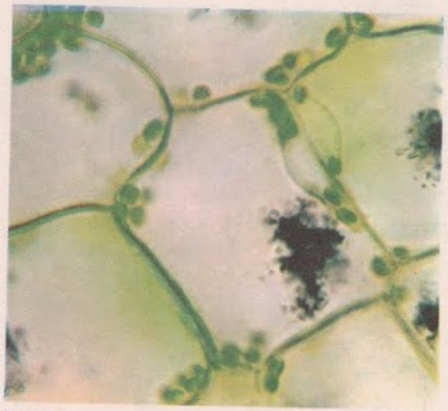
FIG. 10. - *Mitochondries d'une cellule épidermique d'Oignon.* 1. *Noyau.* 2. *Mitochondries.*

Dans le cytoplasme, apparaissent des bâtonnets plus ou moins flexueux longs de 5 à 15 μ et larges de 1,5 μ (fig. 10). Ces différenciations, appelées **mitochondries,** n'ont rien à voir avec les granulations cytoplasmiques déjà mentionnées.

Feuille de Mousse Les Mousses sont des végétaux de petite taille qui vivent dans des endroits humides. La partie aérienne est constituée par une « tige » garnie de feuilles vertes très serrées. Une feuille d'Atrichum par exemple, aux bords finement denticulés, observée à plat entre lame et lamelle dans une goutte d'eau, présente une seule couche de cellules renfermant des disques de belle taille colorés en vert (fig. 11). Ce sont des **chloroplastes** contenant les pigments chlorophylliens. Dans l'axe de la feuille, plusieurs couches de cellules allongées forment la « nervure ».

× 400 *Cl. Saucet*

FIG. 11. - *Chloroplastes dans les cellules d'une feuille de Mousse.*



× 500 *Cl. Saucet*

FIG. 12. - *Chloroplastes dans les cellules d'une feuille d'Élodée. Les vacuoles sont colorées par le rouge neutre.*

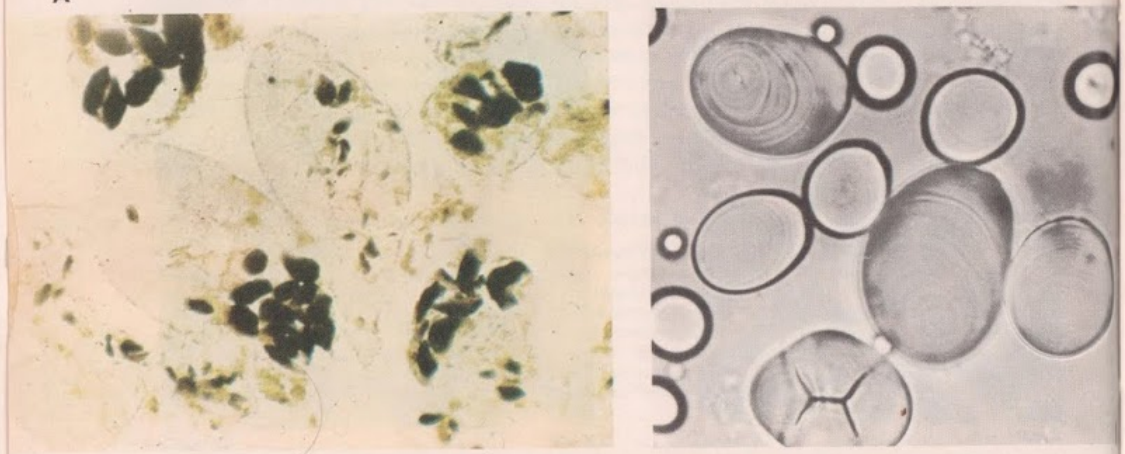
Feuille d'Élodée L'Élodée est une plante aquatique, abondante dans certains cours d'eau. La tige porte des petites feuilles vertes groupées par trois à chaque nœud. On choisit une jeune feuille au niveau du bourgeon pour la plonger dans une solution de rouge neutre à 0,5 g par litre. Après rinçage, cette feuille est placée entre lame et lamelle dans une goutte d'eau et observée au fort grossissement du microscope.

Le limbe est formé de deux couches de cellules quadrangulaires et d'un ensemble de cellules étroites et allongées, situées dans l'axe, constituant la nervure. Dans chaque cellule, des chloroplastes (fig. 12), plus petits que dans le cas de la Mousse mais plus nombreux, sont disposés sur le pourtour, à l'extérieur de la vacuole, colorée en rose par le rouge neutre. Les chloroplastes sont donc **dans le cytoplasme,** qu'il soit périphérique ou en travées. Si l'observation se prolonge, on peut constater, surtout dans les cellules constituant la nervure, un déplacement des chloroplastes ; ils sont en fait entraînés passivement par le cytoplasme animé d'un mouvement de **cyclose** sur lequel nous reviendrons à propos de la biologie cellulaire.

La pulpe de banane Avec la pointe d'un scalpel, on prélève, sous l'écorce, un petit fragment de tissu de 1 à 2 millimètres que l'on écrase entre lame et lamelle dans une goutte d'eau iodée.

De grosses cellules apparaissent isolées (fig. 13). Elles se sont séparées d'elles-mêmes par écrasement car, au cours de la maturation du fruit, les composés pectiques de la lamelle mitoyenne, qui sépare deux cellules, se sont gélifiés. Le noyau, coloré en jaune, baigne dans le cytoplasme granuleux, qui renferme de gros grains allongés colorés en bleu par l'eau iodée. Il s'agit de grains d'amidon qui ont pris naissance dans des plastes, **les amyloplastes.** Les grains d'amidon montrent des couches concentriques correspondant aux étapes de leur croissance.

A B



Cl. Saucet Cl. M. C. Noailles

Fig. 13. - A. *Cellules de la pulpe de banane colorées par le réactif iodo-ioduré. Les amyloplastes sont colorés en brun-violet.* B. *Grains d'amidon de la Pomme de terre avec stries d'accroissement bien visibles.*

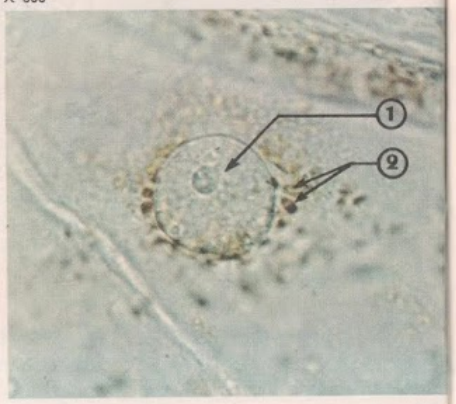
La pulpe de tomate

Sur une tomate coupée transversalement, on fait un prélèvement au niveau de la partie liquéfiée ; sans mettre d'eau, on écrase doucement entre lame et lamelle.

Les cellules, toutes semblables, sont séparées les unes des autres. Dans chacune d'elles (fig. 14), le noyau, souvent altéré, présente un seul nucléole ; le cytoplasme renferme de nombreux grains contenant des cristaux rouges. Ces grains représentent des plastes porteurs de pigments, ou **chromoplastes.** Souvent les cristaux sont sortis des plastes et observés dans le cytoplasme. Une coloration à l'eau iodée révèle la présence de quelques grains d'amidon près du noyau.

Fig. 14. - *Cellule de la pulpe de tomate. 1. Noyau avec nucléole. 2. Chromoplastes.*

X 600 Cl. Saucet



Synthèse des observations

Les observations successives faites sur des matériaux différents et en utilisant diverses colorations, peuvent se résumer dans un schéma de synthèse (fig. 26). Nous faisons apparaître, dans ce schéma, un constituant qui demande une technique très particulière pour sa mise en évidence : **l'appareil de Golgi.** Situé au voisinage du noyau, il est souvent formé d'un ensemble de différenciations en croissant, ou **dictyosomes.**

La cellule végétale est caractérisée par son **cadre cellulosique** doublé d'une membrane cytoplasmique. Le cytoplasme, qui entoure une ou plusieurs grandes vacuoles, contient le noyau et différentes inclusions comme les mitochondries, les **plastes,** l'appareil de Golgi.

B - CELLULES ANIMALES

Dans le règne animal, l'observation de la cellule est rendue délicate par la consistance molle des organes, consistance qui exige des coupes fines après inclusion dans la paraffine. Il existe cependant des cellules isolées : ce sont les animaux unicellulaires, ou Protozoaires ; les animaux pluricellulaires, ou Métazoaires, permettent aussi quelques observations sans avoir recours à la coupe.

Épithélium buccal

On racle doucement, avec l'ongle, la face interne de la joue et on dilue le produit obtenu dans de l'eau ou dans un colorant, sur une lame de verre, avant de recouvrir d'une lamelle.

1° Sans coloration.

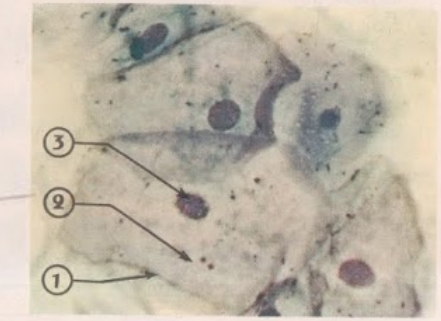
On observe des éléments groupés, superposés, parfois isolés ; ce sont des **cellules,** dissociées par le mode de prélèvement mais qui normalement sont jointives. Elles tapissent la cavité buccale et forment un tissu appelé **épithélium.** Chaque cellule présente un contour grossièrement polygonal et apparaît constituée d'une substance fondamentale d'aspect granuleux, **le cytoplasme,** dans lequel on devine un petit disque central, plus réfringent : le **noyau.** Des replis indiquent que la troisième dimension de la cellule est réduite et font ressortir sa grande souplesse, explicable par l'absence de membrane cellulosique. Une condensation du cytoplasme, la **membrane cytoplasmique,** limite la cellule.

2° Avec coloration (fig. 15).

Le produit de grattage est délayé sur la lame dans une goutte de bleu de méthylène. Le cytoplasme est coloré en bleu clair et présente de grosses granulations plus foncées, visibles au voisinage du noyau. Ce dernier, de forme très régulière, a fixé intensément le colorant. Au sein du noyau, on découvre une ou deux sphérules très réfringentes, les **nucléoles.** Il ne faut pas confondre les granulations cytoplasmiques avec les Bactéries (Coques) fixées sur les membranes.

Fig. 15. - *Cellules de l'épithélium buccal. 1. Membrane cytoplasmique. 2. Cytoplasme. 3. Noyau.*

X 1 200 Cl. Saucet



Frottis de sang Pour observer le sang, il faut en étaler une goutte sur une lame de verre. La fine pellicule obtenue constitue un **frottis.** On procède de la manière suivante (fig. 16). La goutte de sang est déposée vers l'extrémité de la lame. On approche, devant la goutte, une lamelle inclinée à 45° environ ; à la limite lame-lamelle, une partie de la goutte forme un liséré rouge. On déplace alors la lamelle d'un mouvement uniforme. Par agitation dans l'air, on sèche le frottis qui peut être observé sans coloration ou après coloration au Panchrome de Laveran, ou encore au bleu de méthylène.

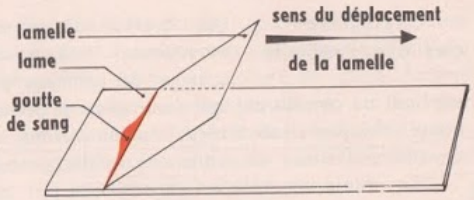


FIG. 16. - *Réalisation d'un frottis de sang.*

1° Sang de Grenouille.

a) **Sans coloration.**

On remarque de nombreux éléments elliptiques, jaunâtres, mesurant environ 20 μ/25 μ ; ce sont des globules rouges, ou **hématies.** Le **cytoplasme,** naturellement coloré par un pigment, l'hémoglobine, est limité par une **membrane cytoplasmique.** Il renferme un **noyau** central, ovoïde, incolore.

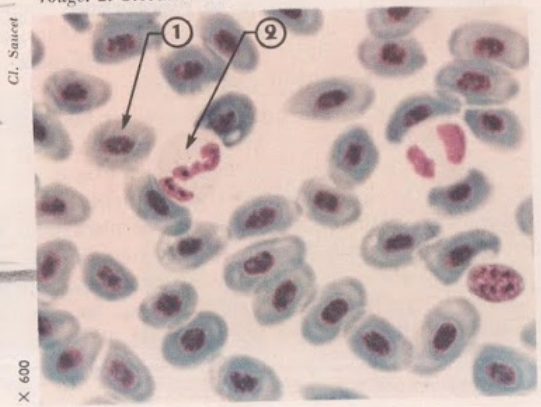
b) **Avec coloration** (fig. 17).

La coloration n'apporte pas de compléments à l'organisation des hématies ; le noyau, coloré en violet, est cependant plus visible. Toutefois, un autre type de cellules est révélé par la coloration : les globules blancs, ou **leucocytes,** qui, comme leur nom l'indique, sont normalement incolores. De plus petite taille que les hématies, ils montrent un cytoplasme légèrement rosé parfois très granuleux. Par la forme du noyau coloré en violet, on peut distinguer deux catégories essentielles :

— Les uns ont un **noyau lobé** au sein d'un cytoplasme granuleux. Les lobes paraissent parfois séparés et on a parlé de plusieurs noyaux dans ces globules blancs, d'où le nom de **polynucléaires.** En fait les lobes sont toujours réunis par de fins tractus, pas forcément dans le plan d'observation.

— Les autres ont un **noyau entier** au sein d'un cytoplasme non granuleux plus ou moins abondant. Par opposition avec les précédents, on les a nommés **mononucléaires.**

FIG. 17. - *Frottis de sang de Grenouille.* 1. *Globule rouge.* 2. *Globule blanc.*



2° Sang humain.

a) **Sans coloration.**

De nombreux disques de 7 μ de diamètre, colorés en jaune, sont visibles sans coloration : les **hématies.** Une tache centrale, au contour flou, ne représente pas un noyau ; il s'agit d'une dépression, car le globule rouge humain est un disque biconcave. L'absence de noyau sera d'ailleurs confirmée par la coloration. Le globule rouge reste une cellule formée exclusivement de **cytoplasme** imprégné d'hémoglobine.

b) **Avec coloration** (fig. 18).

La coloration vient confirmer l'absence de noyau dans les hématies, car aucune tache violette n'apparaît. Par contre, elle nous révèle, comme dans le sang de Grenouille, la présence de **globules blancs.** Ils sont plus grands que les globules rouges puisqu'ils mesurent de 10 à 25 μ de diamètre. On retrouve les constituants déjà observés : un **cytoplasme,** granuleux ou non, limité par une **membrane cytoplasmique,** renferme un **noyau entier ou lobé.**

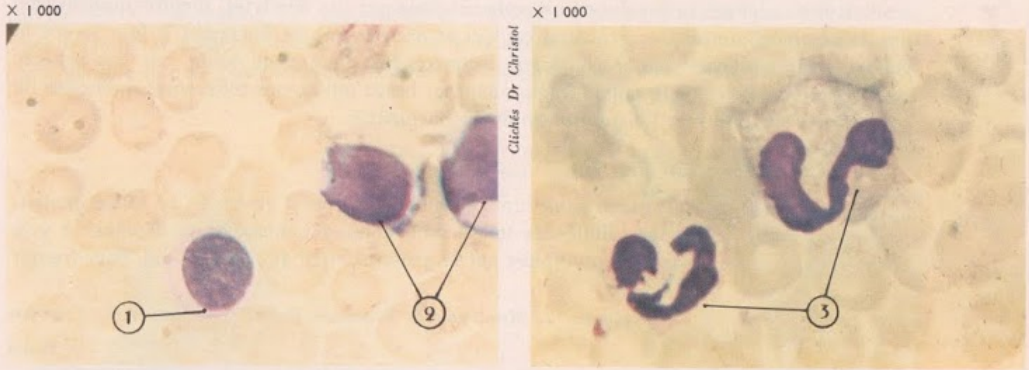


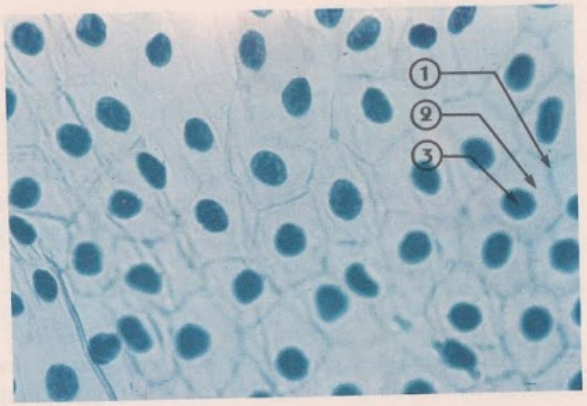
FIG. 18. - *Frottis de sang humain.*
1. *Petit mononucléaire.* 2. *Grands mononucléaires.* 3. *Polynucléaires.*

Mue de Batracien Dans un aquarium où vivent des Grenouilles, on trouve des lambeaux grisâtres représentant des fragments de la couche superficielle de la peau qui se renouvelle : c'est la **mue.** La préparation microscopique consiste à étaler un fragment de mue sur une lame de verre, dans une goutte d'eau ou de colorant, et à recouvrir d'une lamelle.

1° Sans coloration.

On observe des cellules polyédriques qui rappellent l'épithélium buccal, mais elles sont jointives. Chacune d'elles présente un cytoplasme granuleux avec, en son centre, une tache plus réfringente, grossièrement sphérique : le noyau.

FIG. 19. - *Mue de Triton.* 1. *Membrane cytoplasmique.* 2. *Cytoplasme.* 3. *Noyau.*



Cl. Bayard

2° Avec coloration (fig. 19).

La coloration au bleu de méthylène permet de mieux distinguer contours cellulaires et noyau. Par place, la couche de cellules est percée d'orifices correspondant à des glandes qui se trouvent dans la profondeur de la peau.

Paramécie On laisse infuser des débris végétaux dans un vase rempli d'eau de pluie, à une température de 20° environ. Le liquide se trouble et, en surface, se développe un voile constitué par des Bactéries. Bientôt apparaissent des êtres unicellulaires, les Protozoaires qui se nourrissent de Bactéries. Il faut suivre la culture pour observer des Paramécies, Protozoaires de grande taille, car des espèces carnivores vont envahir le milieu à leurs dépens. Nous utiliserons différentes méthodes de coloration pour analyser l'organisation de la Paramécie.

1° Sans coloration (fig. 20).

Un fragment de voile placé entre lame et lamelle permet d'observer, au faible grossissement du microscope, des cellules de tailles différentes qui semblent se déplacer à vive allure (la vitesse apparente est multipliée par le grossissement du microscope). Pour freiner

FIG. 20. - *Paramécies.* 1. *Cytoplasme.* 2. *Membrane.* 3. *Entonnoir buccal.* 4. *Pharynx.* 5. *Vacuoles.* 6. *Vacuoles contractiles.*

Cl. Bayard

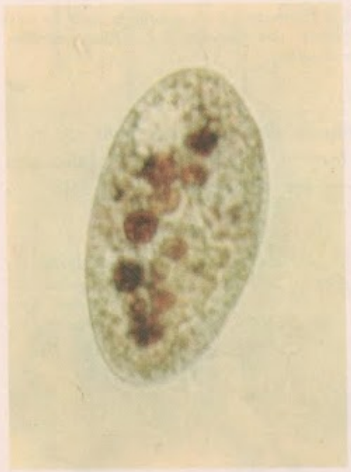
les mouvements, on ajoute sous la lamelle de la salive qui englue les Protozoaires, ou du chlorure de magnésium dilué qui agit comme anesthésique. On choisit alors les plus grosses cellules (150 à 200 μ) avant de passer au fort grossissement.

Par sa forme, la Paramécie rappelle une « semelle ». Elle apparaît constituée essentiellement de **cytoplasme** et limitée par la **membrane cytoplasmique.** Cette petite masse cytoplasmique se déforme facilement au contact des obstacles. Au cours des déformations, la Paramécie montre une dépression latérale, oblique : **l'entonnoir buccal** ; la partie effilée, ou **pharynx,** abrite une **membrane ondulante.** On donne le nom de **bouche** à l'orifice situé à la limite entonnoir buccal-pharynx. Dans le cytoplasme, des poches incolores représentent les **vacuoles digestives.** Aux deux extrémités, une vacuole se gonfle et se vide rythmiquement ; c'est une **vacuole pulsatile.**

2° Avec coloration au rouge neutre (fig. 21).

Nous savons déjà que le rouge neutre est un colorant vacuolaire. Si on ajoute, à une goutte d'infusion, une goutte de rouge neutre à 1 %, les **vacuoles** digestives se colorent intensément en rouge (mais pas les vacuoles pulsatiles). Les Paramécies continuent de se mouvoir, ce qui prouve que le rouge neutre est un colorant vital. Les vacuoles se déplacent lentement comme les chloroplastes de l'Élodée ; elles sont entraînées par le mouvement de cyclose du cytoplasme. Si l'observation se prolonge, la préparation se dessèche, la Paramécie meurt, le colorant diffuse dans toute la cellule. Le rouge neutre est donc un colorant peu toxique qui se fixe électivement dans les vacuoles des cellules vivantes.

X 200 *Cl. Vallin*



◀ FIG. 21. - *Paramécie colorée par le rouge neutre.*

X 200 *Cl. Vallin*

FIG. 22. - *Paramécie colorée par le réactif iodo-ioduré.* ▶

3° Avec coloration à l'eau iodée (fig. 22).

On utilise, en fait, de l'eau iodo-iodurée (iodure de potassium, 10 g ; iode, 1 g ; pour 100 cm³ d'eau distillée). Une goutte de ce mélange, ajoutée à une goutte d'infusion, provoque la mort des Paramécies. Tout mouvement cesse et on peut alors mieux observer

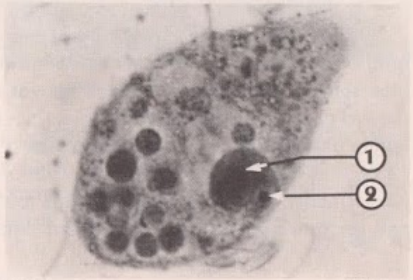
les **cils vibratiles** qui assuraient la mobilité de la cellule vivante. Les Paramécies sont de plus colorées en brun par le réactif iodo-ioduré ; nous mettons ainsi en évidence la présence de **réserves de glycogène** (ou plus exactement de paraglycogène).

4° Avec coloration au vert de méthyle acétique (fig. 23).

Ce réactif (1 cm³ d'acide acétique + 1 g de vert de méthyle en poudre, pour 100 cm³ d'eau distillée) tue les Paramécies. Il permet de distinguer deux organites colorés en vert : l'un volumineux, réniforme, le **gros noyau** (ou macronucléus), l'autre, très petit, difficile à voir, le **petit noyau** (ou micronucléus). Pour observer nettement ce dernier, il faut recourir à des techniques plus délicates (fig. 24).

X 150 *Cl. H. et G. Nublat*

FIG. 23. - *Paramécies dont les noyaux sont colorés par le vert de méthyle acétique.*



X 250 *Cl. Saucet*

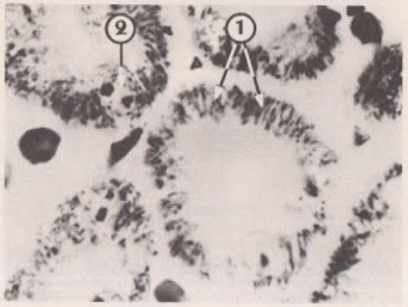
FIG. 24. - *Paramécie fixée et colorée pour la mise en évidence des noyaux. 1. Macronucléus. 2. Micronucléus.*

Observation de préparations du commerce

Une coupe pratiquée dans un fragment de rein fixé au Zenker-formol et colorée au violet-cristal permet d'observer les **mitochondries,** déjà décrites à propos de la cellule végétale (fig. 25). Une autre coupe, colorée à l'hématoxyline après fixation aux vapeurs d'osmium, montre dans les cellules des granules en croissant constituant **l'appareil de Golgi.**

FIG. 25. - *Mitochondries dans les cellules du rein de Lapin. 1. Mitochondries. 2. Noyau.*

X 500 *Cl. Laporte-Nublat*



Synthèse des observations

Toutes ces observations permettent de faire un schéma de synthèse (fig. 26) sur lequel nous porterons un constituant rencontré surtout dans la cellule animale : le **centrosome.** Cet organite, quand il existe, est situé au voisinage du noyau ; il comprend une sphérule de cytoplasme clair avec en son centre un **centriole.**

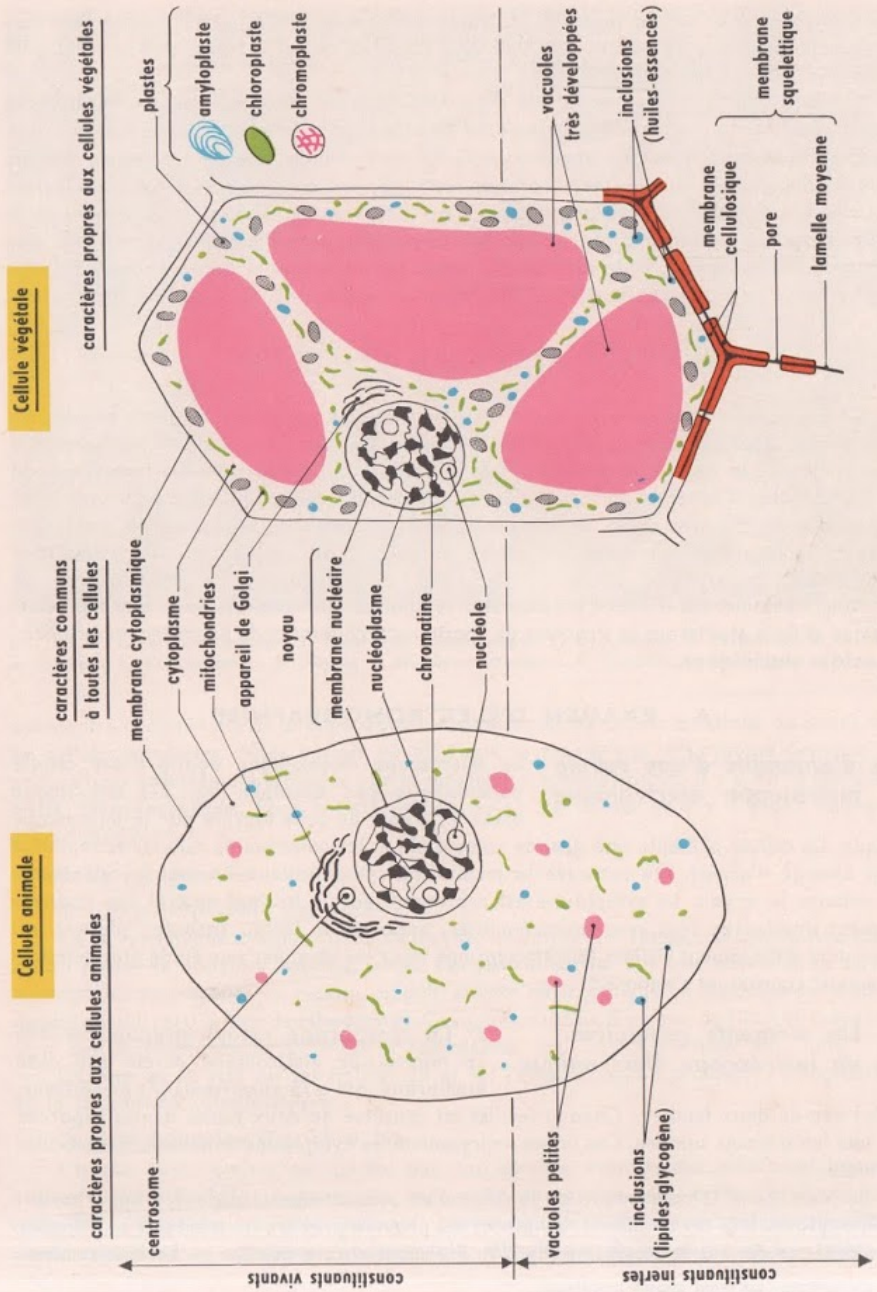


FIG. 26. - *Structures schématiques comparées de la cellule animale et de la cellule végétale.*

Comparée à la cellule végétale, la cellule animale en diffère par l'absence de membrane cellulosique et de plastes ; les vacuoles, toujours de petite taille, sont souvent invisibles dans les cellules animales.

Les constituants cellulaires ont été regroupés sous des noms tels que **protoplasme*** et **paraplasme.** Le premier désigne la partie vivante de la cellule (cytoplasme et membrane cytoplasmique, mitochondries, appareil de Golgi, centrosome, plastes) ; le second désigne la partie inerte de la cellule (membrane squelettique, vacuoles, réserves). Cette distinction est un peu arbitraire. On distingue alors deux constituants essentiels : le **noyau** et le **cytoplasme.** Le cytoplasme, limité par la **membrane cytoplasmique,** comprend une substance fondamentale, le **hyaloplasme,** dans lequel baignent des **éléments figurés** comme les mitochondries, les plastes, les vacuoles, l'appareil de Golgi, le centrosome.

II. ULTRASTRUCTURE CELLULAIRE

Le microscope optique, avec toutes les améliorations apportées au cours de plus de trois siècles, approchait de la perfection théorique. On était arrivé à une connaissance approfondie de la cellule, mais encore très imparfaite. Le microscope électronique allait rendre possible l'observation des éléments constitutifs des organites découverts antérieurement, les progrès de la chimie permettant de connaître la disposition des groupements moléculaires ou amas de macromolécules : on arrivait à l'**ultrastructure cellulaire.**

Nous examinerons d'abord les éléments cellulaires vus cette fois au microscope électronique et nous étudierons la structure de constituants chimiques de première importance : les **acides nucléiques.**

A - EXAMEN D'ÉLECTRONOGRAPHIES

Vue d'ensemble d'une cellule au microscope électronique

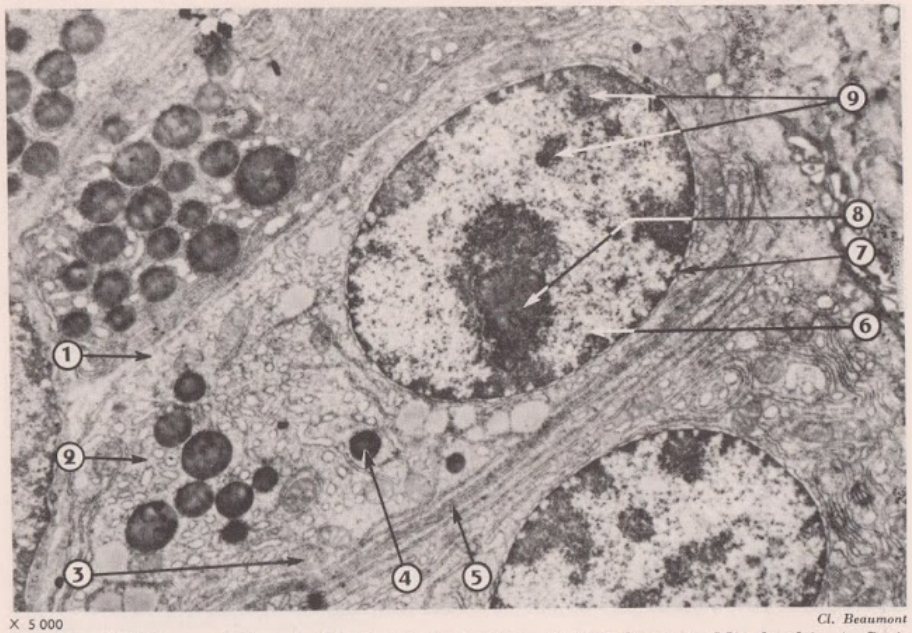
Le microscope électronique donne d'une cellule pancréatique par exemple (fig. 27) une image assez différente de celle fournie par le microscope optique. La cellule présente une grande complexité et les constituants cellulaires semblent avoir changé d'aspect. On retrouve la membrane cytoplasmique limitant le cytoplasme qui entoure le noyau. Le cytoplasme est représenté par le hyaloplasme et des enclaves finement structurées déjà vues (mitochondries, appareil de Golgi, vacuoles, plastes), ou jusqu'alors difficilement visibles (ergastoplasme). Pour les identifier une étude plus détaillée de chaque constituant s'impose.

Les éléments cellulaires vus au microscope électronique

1° **La membrane cytoplasmique** (fig. 29). Le microscope électronique révèle que cette membrane, qui a 75 angstrœms (Å) d'épaisseur, est formée de deux feuillets. Chaque feuillet est constitué de deux lames denses séparées par une lame moins sombre. Ces lames représentent du cytoplasme condensé, à molécules orientées.

La membrane cytoplasmique est le siège d'un phénomène de première importance : la **pinocytose.** Des invaginations, ou pinocytes, peuvent prendre naissance et se détacher pour pénétrer dans le hyaloplasme (fig. 29). Précisons encore que des recherches récentes

* Le protoplasme est aussi appelé bioplasme.



X 5 000 Cl. Beaumont

FIG. 27. - *Cellule pancréatique.* 1. *Membrane cytoplasmique.* 2. *Cytoplasme.* 3. *Mitochondrie.* 4. *Grain de sécrétion.* 5. *Ergastoplasme.* 6. *Noyau.* 7. *Membrane nucléaire.* 8. *Nucléole.* 9. *Chromatine.*

ont montré la continuité de la membrane cytoplasmique, de cellule à cellule, au moins dans les cellules végétales. Nous savons en effet que la membrane cellulosique présente des perforations précisément tapissées par la membrane cytoplasmique. Il y a de ce fait **continuité cytoplasmique.** Pour les cellules animales, on admet qu'il y a plutôt contiguïté que continuité.

2° **Le cytoplasme.**

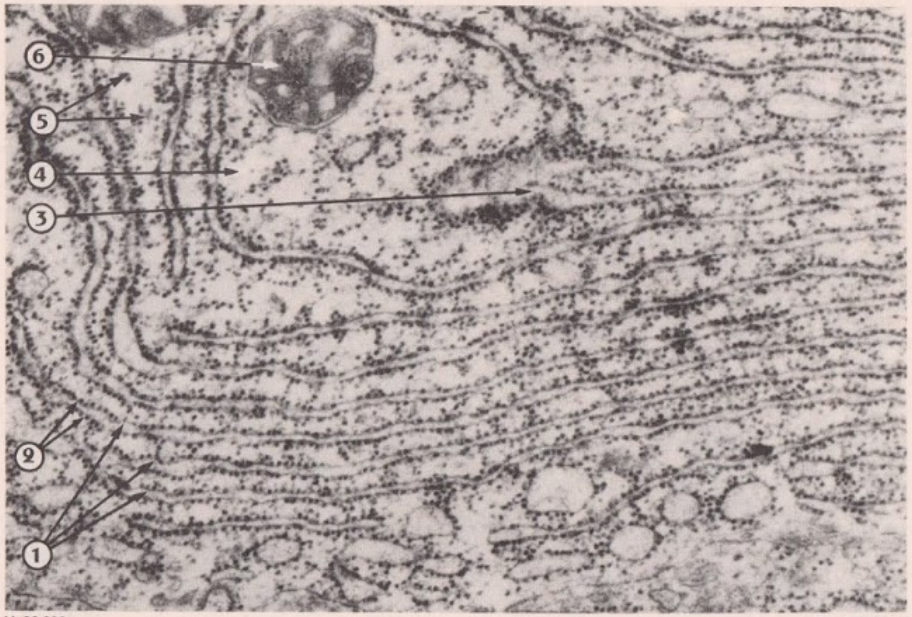
a) **L'ergastoplasme** (fig. 28 et 29).

De la membrane cytoplasmique au noyau, un important réseau de cavités tubulaires, ou en forme de vésicules aplaties, forme l'**ergastoplasme.** Sur une partie de la surface externe, les membranes du réseau, appelé encore **réticulum,** sont tapissées de granules denses qui ont reçu le nom de **ribosomes.** Ces granules, d'un diamètre de 150 Å en moyenne), sont des macromolécules de ribonucléoprotéides, qui seront étudiées plus loin.

Comme on le voit sur les figures 29 et 41, l'ergastoplasme provient d'invaginations de la membrane cytoplasmique.

b) **Mitochondries** (fig. 29 et 30).

Chaque mitochondrie est limitée par une **double membrane** enfermant une **substance fondamentale.** A partir de la membrane interne, des **crêtes** plus ou moins complètes, orientées le plus souvent perpendiculairement à la grande dimension, s'enfoncent dans la substance fondamentale. L'épaisseur de la paroi et des crêtes des



X 30 000 Cl. Beaumont

FIG. 28. - *Ergastoplasme d'une cellule animale (pancréas). 1. Ergastoplasme. 2. Ribosomes liés à l'ergastoplasme. 3. Réunion de plusieurs canaux. 4. Hyaloplasme. 5. Ribosomes libres. 6. Mitochondrie en coupe transversale.*

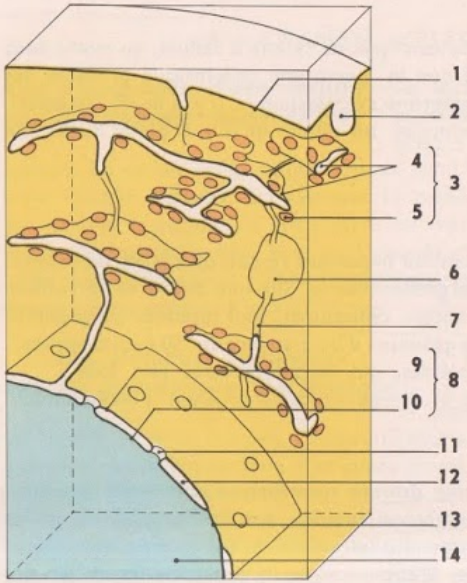


FIG. 29. - *L'ergastoplasme : structure et rapports avec les membranes nucléaire et cytoplasmique. 1. Membrane cytoplasmique. (Pour respecter les proportions, les deux feuillets n'ont pas été représentés.) 2. Vacuole de pinocytose. 3. Ergastoplasme. 4. Saccules. 5. Ribosomes. 6. Vacuole. 7. Tubule. 8. Membrane nucléaire. 9. Feuillet externe. 10. Feuillet interne. 11. Pore. 12. Espace périnucléaire. 13. Bouchon. 14. Nucléoplasme.*
Il s'agit d'une interprétation s'appuyant sur les connaissances actuelles.

X 30 000 Cl. Beaumont

FIG. 30. - *Mitochondries dans une cellule animale (pancréas). 1. Mitochondrie. 2. Paroi double. 3. Crêtes mitochondriales. 4. Ergastoplasme.*

mitochondries est de 250 Å environ. Chaque membrane, d'une épaisseur de 75 Å, a la même structure que la membrane cytoplasmique (« membrane unitaire » ou membrane de base). Entre les membranes, il existe un espace clair de 100 Å.

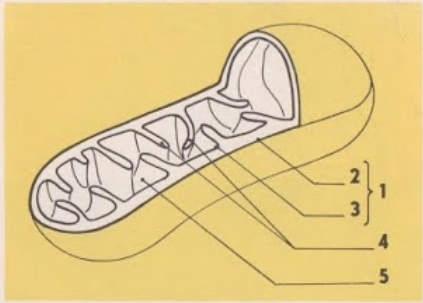


FIG. 31. - *Structure simplifiée d'une mitochondrie (en jaune, hyaloplasme). 1. Membrane. 2. Feuillet externe. 3. Feuillet interne. 4. Crêtes. 5. Substance fondamentale.*

c) **Appareil de Golgi ou dictyosomes** (fig. 32 et 33).

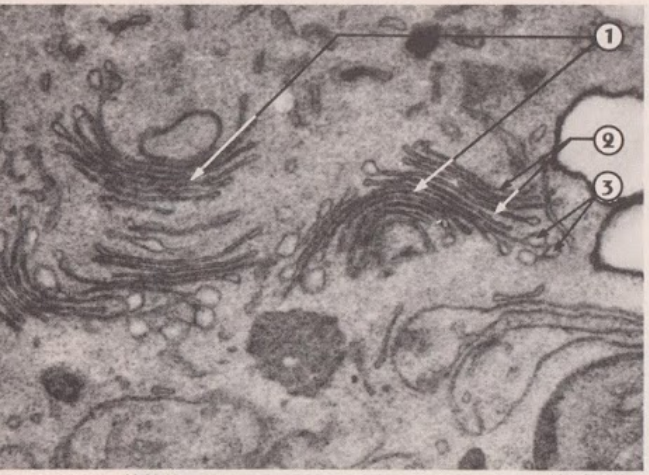
Un dictyosome est composé d'éléments aplatis, allongés ; ces éléments, ou **saccules,** sont empilés les uns sur les autres et émettent par leurs extrémités, à la suite de constrictions, des **vésicules** qui peuvent s'éloigner des saccules et gagner la périphérie. Ce phénomène rend compte de la fonction sécrétoire des dictyosomes.

d) **Vacuoles** (fig. 29 et 36).

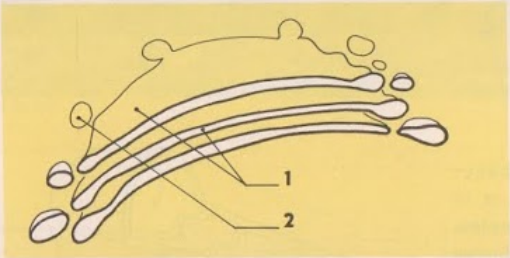
Les vacuoles représenteraient des **dilatations locales** du réticulum. Ces poches pourraient rester unies au réticulum ou s'en séparer.

e) **Plastes.**

Nous savons qu'il existe plusieurs types de plastes, mais nous nous limiterons à l'étude de



× 30 000 Cl. Chardard



× 30 000 Cl. Chardard

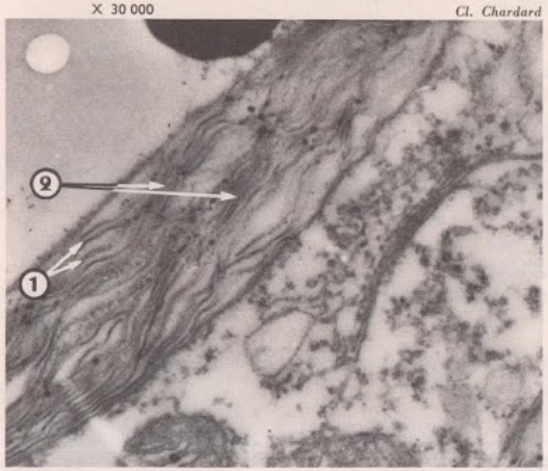


FIG. 32. - *Appareil de Golgi (pollen d'Orchidée).* 1. *Appareil de Golgi.* 2. *Saccules.* 3. *Vésicules.* (Photo.)

FIG. 33. - *Structure de l'appareil de Golgi (en jaune, hyaloplasme).* 1. *Saccules.* 2. *Vésicules.* (Dessin.)

l'infrastructure des chloroplastes. Dès 1935, on avait pu observer la structure hétérogène des chloroplastes, constitués d'une **substance fondamentale** et de corpuscules lenticulaires appelés **grana.** Le microscope électronique permet d'aller plus avant (fig. 34 et 35).

Le chloroplaste est limité par une membrane double ; la membrane interne émet des crêtes formant des **« lamelles générales ».** Entre les lamelles sont interposés les grana, faits d'éléments empilés appelés **saccules.** Les saccules proviendraient des crêtes et pourraient se former par clivage longitudinal. On est parvenu à préciser la structure moléculaire et à montrer la répartition de la chlorophylle et des enzymes.

f) Centrosome.

Au voisinage du noyau et surtout dans la cellule animale, nous savons qu'il existe un organite, le centrosome, avec en son centre un centriole. Au microscope électronique (fig. 37), le centriole apparaît comme un cylindre long de 5 000 Å sur 1 500 Å environ de diamètre. La paroi est formée de **9 fibrilles** comprenant chacune **3 tubules** de 200 Å de diamètre.

FIG. 34. - *Chloroplaste d'une Algue verte d'eau douce (Zygnema).* 1. *Lamelles.* 2. *Grana.*

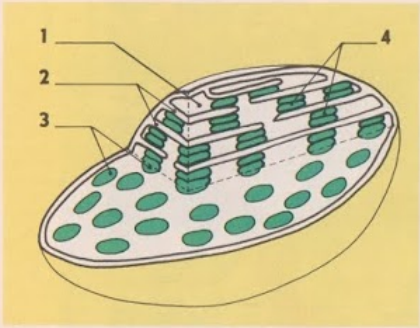


FIG. 35. - *Structure simplifiée d'un chloroplaste (en jaune, hyaloplasme ; en vert, zones chargées de chlorophylle).* 1. *Substance fondamentale.* 2. *Lamelles générales.* 3. *Saccules.* 4. *Grana.*

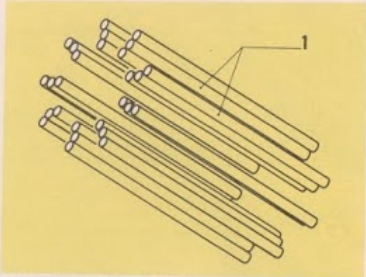
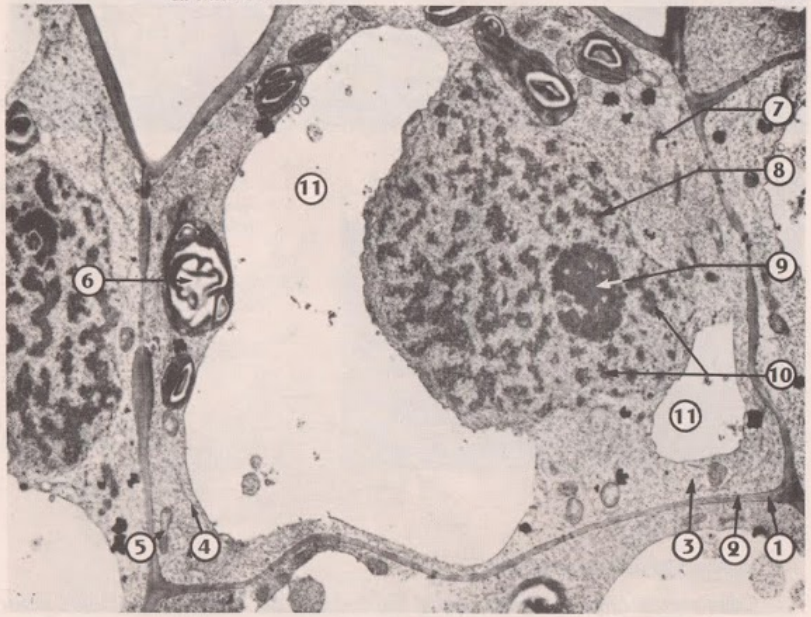


FIG. 37. - *Structure du centriole (en jaune, hyaloplasme).* 1. *Tubules.*

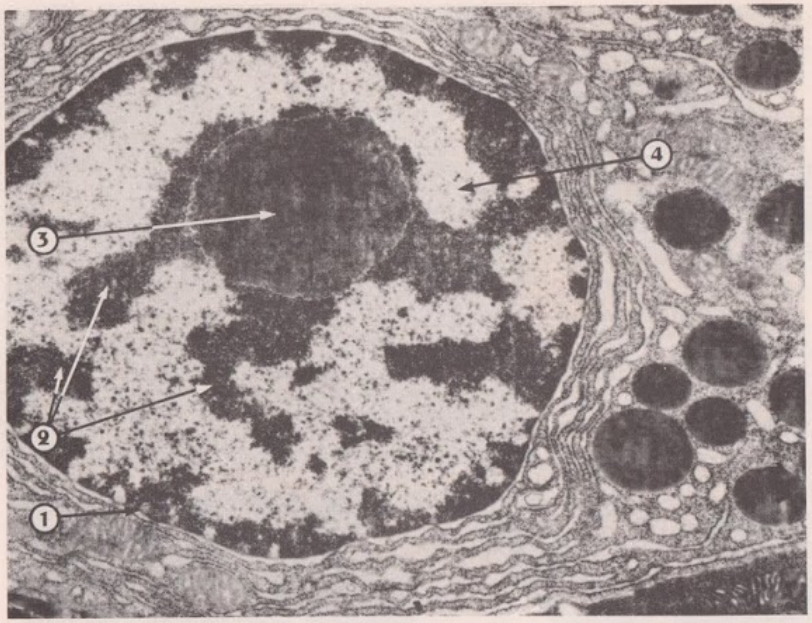
FIG. 36. - *Cellule de Blé (cellule jeune).* 1. *Membrane cellulosique.* 2. *Membrane cytoplasmique.* 3. *Cytoplasme.* 4. *Ergastoplasme.* 5. *Mitochondrie.* 6. *Chloroplastes avec grains d'amidon.* 7. *Appareil de Golgi.* 8. *Noyau.* 9. *Nucléole.* 10. *Chromatine.* 11. *Vacuoles.*

Cl. Nicole Poux × 5 000



3° Le noyau.

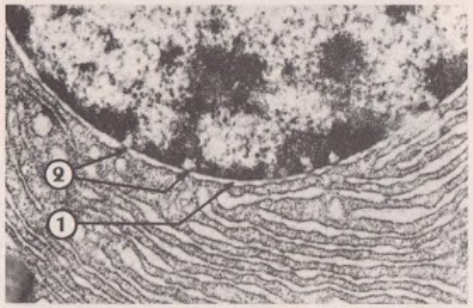
Le microscope optique nous a montré que la membrane nucléaire entoure le nucléoplasme où baignent la chromatine et les nucléoles. Cette structure est celle d'un noyau dit « au repos » par opposition à noyau « en division » dont il sera question plus loin. Elle a été précisée par les observations au microscope électronique (fig. 38, 39 et 40).



× 10 000

Cl. Beaumont

▲ Fig. 38. - *Noyau d'une cellule animale (pancréas).* 1. *Membrane nucléaire.* 2. *Chromatine.* 3. *Nucléole.* 4. *Nucléoplasme.*

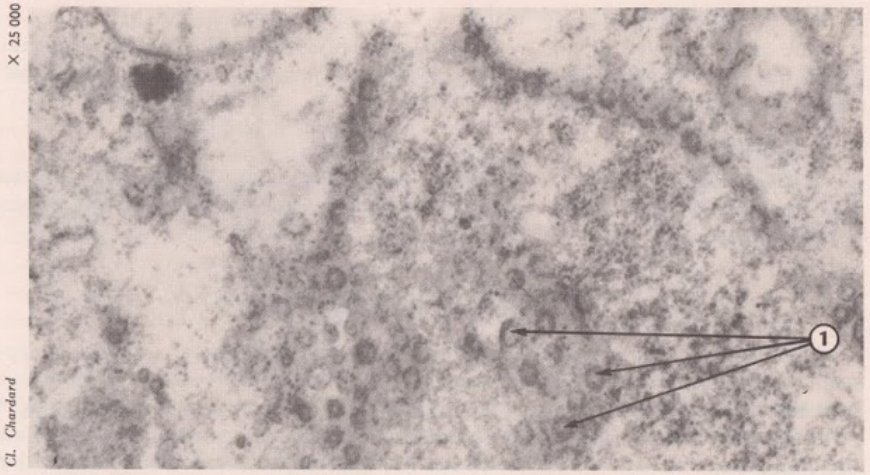


× 10 000 Cl. Beaumont

◀ Fig. 39. - *Membrane nucléaire.* 1. *Les deux feuillets.* 2. *Pores, le contenu nucléaire est plus clair à leur niveau.*

a) Membrane nucléaire.

Cette membrane est faite de **deux feuillets** de 60 à 90 Å d'épaisseur, séparés par un espace périnucléaire de 100 à 1 000 Å. Ces feuillets peuvent se rapprocher et former des « bouchons denses » qui sont susceptibles de disparaître pour donner naissance à des **pores** de 300 à 500 Å de diamètre. Ces pores permettent des **échanges** entre le noyau et le cytoplasme. Précisons que les feuillets constituant la membrane nucléaire sont parfois en relation avec les feuillets du réticulum ; le réticulum ergastoplasmique est donc à l'origine de la membrane nucléaire.

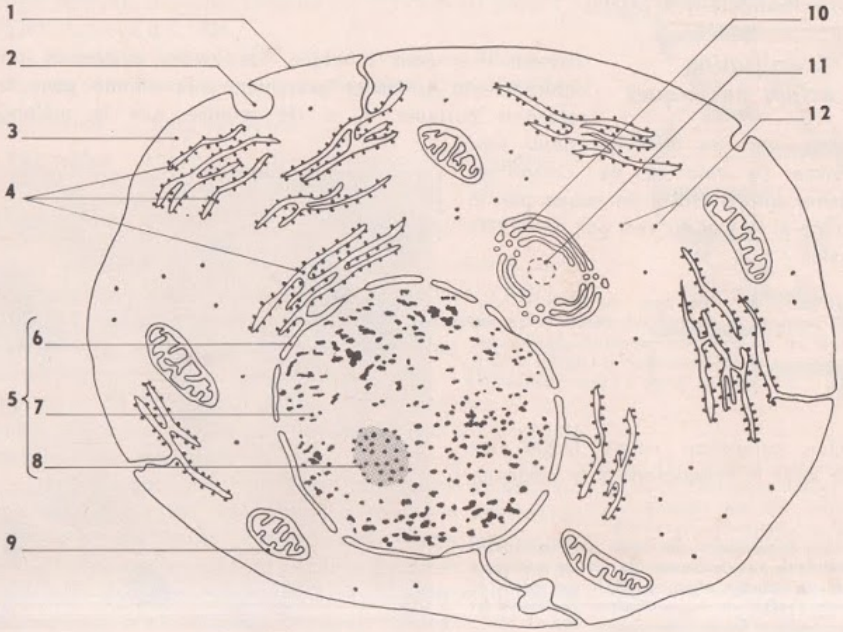


× 25 000

Cl. Chardard

Fig. 40. - *Membrane nucléaire, coupe tangentielle.* 1. *Pores vus de face.*

Fig. 41. - *Schéma d'ensemble de l'ultrastructure cellulaire d'une cellule animale.* 1. *Membrane cytoplasmique.* 2. *Vacuole de pinocytose.* 3. *Hyaloplasme.* 4. *Ergastoplasme.* 5. *Noyau.* 6. *Membrane nucléaire.* 7. *Nucléoplasme et chromatine.* 8. *Nucléole.* 9. *Mitochondrie.* 10. *Appareil de Golgi.* 11. *Centriole.* 12. *Ribosomes libres.*



b) **Nucléoplasme et chromatine.**

Au microscope électronique, le nucléoplasme et la chromatine ne donnent pas des figures très nettes (fig. 38). La chromatine forme des amas dont une partie importante est accolée à la membrane nucléaire.

c) **Nucléole.**

Bien qu'apparemment individualisé, le nucléole n'est **pas limité par une membrane ;** c'est une masse faite de **granules denses** qui ont la dimension des ribosomes (150 Å environ).

B - LES ACIDES NUCLÉIQUES

Dans la connaissance de l'ultrastructure cellulaire les progrès de la chimie ont apporté autant que les progrès de l'optique. Parmi les constituants chimiques de la cellule, nous nous limiterons à l'étude des plus importants, sinon par la quantité, du moins par le rôle : les **nucléoprotéides.** Il s'agit d'hétéroprotéides résultant de la combinaison d'un **acide nucléique** avec un protéide basique. Ces acides, considérés d'abord comme des substances caractéristiques du noyau, d'où leur nom, furent mis en évidence dans le cytoplasme. On découvrit l'existence de deux types d'acides nucléiques, mais pendant longtemps la distinction reposa sur la nature du matériel utilisé, végétal ou animal. En fait, cette distinction réside dans leur distribution à l'intérieur de la cellule. Ces deux types d'acides nucléiques ont reçu les noms expliqués plus loin : **acide ribonucléique** (ARN) et **acide désoxyribonucléique** (ADN).

Localisation des acides nucléiques

Comme leur nom l'indique, les acides nucléiques sont naturellement acides et présentent une affinité pour les colorants basiques. Il a été montré que le mélange pyronine—vert de méthyle, connu sous le terme de colorant de Unna-Pappenheim, colore l'ARN en rouge par la pyronine et l'ADN en vert par le vert de méthyle.

Un tissu est fixé avec du Zenker (voir p. 162) pendant 24 heures puis débité en coupes si besoin est. La coloration demande 20 minutes. Après rinçage et différenciation à l'alcool à 95 % pendant 5 à 10 mn, on passe à l'observation.

Une coloration rouge (ARN) est visible dans le cytoplasme et le nucléole.

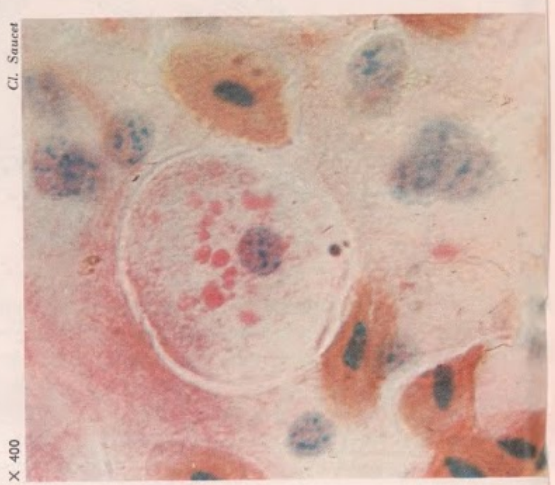


FIG. 42. - *Localisation des acides nucléiques dans une cellule de foie de Grenouille, par la coloration vert de méthyle-pyronine. L'ADN est coloré en bleu-vert, l'ARN en rouge. Observer également les noyaux isolés et les globules rouges.*

Des masses vertes (ADN) apparaissent dans le nucléoplasme : c'est la chromatine qui s'est colorée ainsi (fig. 42).

La coloration est souvent associée à une technique microchimique. En effet, on a découvert depuis quelques années des enzymes capables de détruire l'ARN ou l'ADN. Ces enzymes sont la **ribonucléase** et la **désoxyribonucléase.** Une préparation fixée est soumise à une incubation en présence de l'une ou l'autre enzyme, dans des conditions bien précises. On colore au mélange de Unna-Pappenheim et on constate la non-apparition de l'une ou l'autre coloration suivant l'enzyme utilisée : absence de coloration rouge de l'ARN ou absence de coloration verte de l'ADN. Pour préciser la localisation des acides nucléiques, on peut se servir comme témoins de coupes normalement colorées.

En conclusion : l'**ADN** se localise dans la **chromatine** qui elle-même baigne dans le nucléoplasme ; l'**ARN** se trouve dans le **cytoplasme** et les **nucléoles.**

Structure des acides nucléiques

La structure des acides nucléiques a été connue par l'analyse des produits d'hydrolyse totale ou partielle, analyse associée à des méthodes complexes physico-chimiques. Nous donnerons essentiellement des résultats.

L'hydrolyse complète des acides nucléiques libère de l'**acide phosphorique,** un **sucre** (le ribose pour l'ARN, le désoxyribose pour l'ADN) et des **bases** dérivées de la purine (adénine, guanine) ou de la pyrimidine (thymine, cytosine, uracile). Dans les deux types d'acides nucléiques, on rencontre adénine, guanine, cytosine ; la thymine est propre à l'ADN, l'uracile à l'ARN.

L'hydrolyse partielle des acides nucléiques libère des composés connus sous le nom de **nucléosides** et **nucléotides.**

Nucléoside = Base + Sucre.

Exemples : Thymine + Désoxyribose = Thymidine.
Uracile + Ribose = Uridine.

Nucléotide = Base + Sucre + Acide phosphorique.

Le nucléotide représente l'**unité** de construction à partir de laquelle s'édifient toutes les macromolécules d'ADN et d'ARN. Il est possible d'envisager une **infinité** d'acides nucléiques, selon la **proportion** et l'**ordre** des nucléotides. Ces éléments, en effet, ne s'associent pas de façon quelconque, mais dans un ordre bien défini, une « séquence », pour chaque ADN ; on dit que la macromolécule d'ADN est une **macromolécule codée.**

Des techniques très particulières ont permis de préciser l'agencement de ces nucléotides. Prenons le cas de la molécule d'ADN. Dans la molécule polymérisée, les groupes sucre-phosphate alternent ; le nombre des bases adénine est égal à celui des bases thymine et de même pour les molécules de guanine et de cytosine. Les formes complémentaires de ces

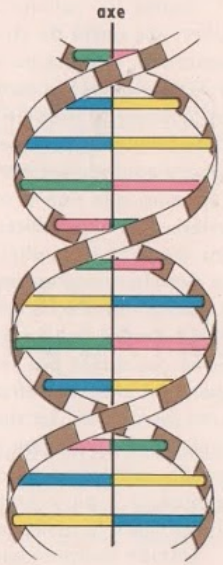


FIG. 43. - *Schéma de la molécule d'ADN ; les deux hélices sont constituées par des molécules d'acide phosphorique (en blanc) et de désoxyribose (en marron), les barreaux par quatre bases organiques : adénine (en bleu), thymine (en jaune), cytosine (en vert), guanine (en rose).*

bases permettent des associations par paires et les seuls appariements possibles sont : adénine-thymine, guanine-cytosine. On compare volontiers la molécule d'ADN à une **double hélice** formée de deux chaînes phosphate-sucre hélicoïdales, s'enroulant autour du même axe et maintenues ensemble par leurs bases (fig. 43).

Utilisation d'éléments marqués L'étude des acides nucléiques s'est enrichie d'une technique qui est venue confirmer la structure mais surtout les propriétés et le rôle de chacun d'eux : l'utilisation d'**éléments marqués.** Nous donnerons un aperçu de cette technique qui trouvera son application dans les chapitres suivants. On fournit aux cellules des nucléosides (thymidine ou uridine) renfermant un radio-isotope comme le tritium (H_3). On examine le résultat de cette incorporation sur des radiographies ; on suit l'ADN ou l'ARN ainsi marqués, dans différents processus biologiques.

CONCLUSION

Toutes les cellules animales ou végétales, observées au microscope optique, présentent une **unité de structure.** Chez toutes, en effet, on retrouve les constituants suivants : membrane, cytoplasme avec inclusions, noyau. La notion de cellule, apparue dès le début du XIXe siècle, a été confirmée par l'effort d'analyse poursuivi pendant 150 ans. Peu à peu s'est imposée la **théorie cellulaire** résumée dans des phrases comme « tout organisme est fait de cellules », ou encore « la cellule est l'unité de forme des êtres vivants ». Cette théorie, d'abord appuyée sur des données morphologiques, s'est trouvée en butte à bien des critiques. C'est ainsi que l'on a opposé à la théorie cellulaire l'observation « d'ensembles » polynucléés. Des expériences ont montré que l'on pouvait arrêter la formation de membranes sans modifier la multiplication des noyaux. On sait de plus que les membranes ne sont pas des cloisons étanches. L'état polynucléé peut être considéré comme « un cas extrême de possibilités d'échanges » ; c'est une « déviation du dispositif cellulaire normal ».

Une autre critique faite à la théorie cellulaire est l'existence des Bactéries et des Virus, qui ne possèdent pas les caractères ordinaires des cellules (voir chap. 16). On retrouve cependant chez ces êtres des substances comme les **acides nucléiques** qui caractérisent toutes les cellules. La simplicité morphologique de ces organismes ne se double pas d'une simplicité chimique ; on tend à les considérer, non plus comme le point de départ de l'organisation cellulaire, mais comme l'aboutissement d'une régression. A partir d'un point commun, il a pu y avoir progression, régression, différenciation au même titre que des cellules très différentes par la forme et la fonction ont une origine commune, la cellule œuf.

L'étude morphologique au microscope optique a servi de base à l'édification de la théorie cellulaire et la connaissance de l'ultrastructure, loin de la battre en brèche, ne fait que la confirmer. Chaque constituant apparaît finement structuré et limité par une ou deux membranes à deux feuillets ; il en résulte une **importante extension des surfaces** (fig. 41) commune à toutes les cellules. Cette extension des surfaces permettra d'expliquer beaucoup de processus biologiques. Du point de vue physiologique, seule la cellule est capable d'accomplir trois fonctions essentielles : se maintenir en vie, se reproduire, régulariser son propre métabolisme. « La cellule est donc l'unité morphologique et physiologique des êtres vivants. »

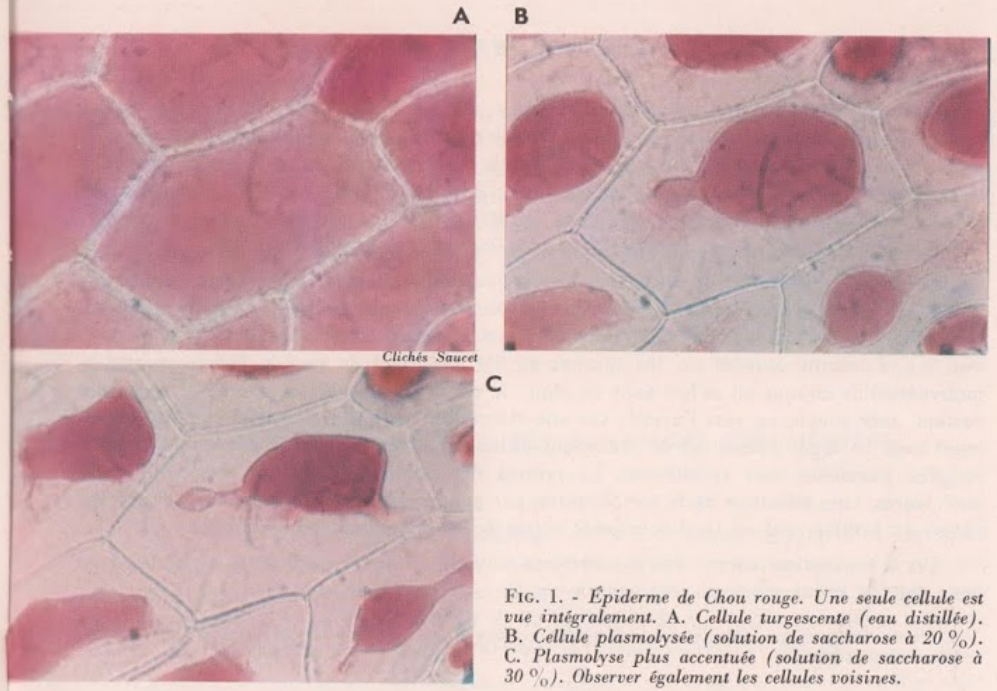


FIG. 1. - *Épiderme de Chou rouge. Une seule cellule est vue intégralement. A. Cellule turgescente (eau distillée). B. Cellule plasmolysée (solution de saccharose à 20 %). C. Plasmolyse plus accentuée (solution de saccharose à 30 %). Observer également les cellules voisines.*

QUELQUES ASPECTS DE LA BIOLOGIE CELLULAIRE

Il n'est pas aisé de donner une définition précise de la Vie. Elle est caractérisée par un ensemble de manifestations qui cessent avec la mort : mouvement, nutrition, assimilation, respiration, croissance... Ces manifestations, évidentes pour un organisme, le sont tout autant pour une cellule. Nous envisagerons quelques aspects seulement de cette activité cellulaire, appelée encore Biologie cellulaire.

I. LES MOUVEMENTS CELLULAIRES

Si certaines cellules, comme les Protozoaires, sont capables de se déplacer, ce n'est pas là un phénomène général ; il existe, par contre, dans toutes les cellules des mouvements internes, peut-être moins spectaculaires que les mouvements externes, mais caractéristiques de la matière vivante.

A - DÉPLACEMENT DE LA PARAMÉCIE

A propos de « l'Organisation de la cellule », nous avons observé des Paramécies qui se déplaçaient rapidement dans le champ du microscope ; nous avons même été amenés à les immobiliser. Dans ces conditions, une goutte d'encre de Chine très diluée, ajoutée à la préparation, matérialise le déplacement de l'eau vers l'arrière. Ce déplacement est dû aux mouvements rapides et rythmiques des **cils vibratiles** mis en évidence en provoquant la mort des Paramécies par de l'eau iodo-iodurée (voir p. 169, fig. 22).

Les cils assurant la progression sont disposés suivant des lignes longitudinales obliques ; une telle disposition entraîne un mouvement hélicoïdal de la cellule. Les cils battent de façon coordonnée et la surface de la Paramécie est parcourue de grandes ondes comparées aux « ondulations courant sur les champs de Blé, les jours de vent ». Précisons que le mouvement de chaque cil se fait dans un plan : le cil, dressé, se déplace vers l'arrière puis revient, avec souplesse, vers l'avant ; sur une même ligne, chaque cil commence son battement avec un léger retard sur le précédent, et les cils situés à un même niveau sur deux rangées parallèles sont synchrones. Le rythme des battements dépend des conditions extérieures. Une élévation de la température, par exemple, a pour conséquence une accélération du rythme, qui est le plus souvent voisin de 20 battements par seconde.

Les « centres moteurs » des mouvements ciliaires seraient les **granules** visibles à la base des cils sur une bonne préparation traitée au réactif iodo-ioduré.

L'étude des gamètes mâles et de la fécondation nous fournira un autre exemple de déplacement cellulaire (voir chap. 13).

B - MOUVEMENTS INTERNES

Ces mouvements, rendus visibles par les organites en suspension dans le cytoplasme (chloroplastes de l'Élodée, vacuoles de la Paramécie), ont reçu le nom de **cyclose.** Nous avons déjà eu l'occasion de préciser que ce n'est pas un mouvement des organites eux-mêmes mais un **entraînement passif** par les courants cytoplasmiques.

La cyclose régulière est l'indice d'un bon état de la cellule. Sous l'action de la lampe qui éclaire et chauffe la préparation, le phénomène peut s'accélérer, mais une telle excitation prolongée peut entraîner le ralentissement et même l'arrêt des courants. Une action mécanique sur les cellules, pression sur la lamelle par exemple, peut faire cesser le mouvement ou au contraire l'exagérer. Mises à part ces variations de vitesse de la cyclose, dues à des excitations plus ou moins prolongées, il existe des variations en fonction de l'âge de la cellule ; la vitesse, d'abord faible, s'accélère avec l'âge pour prendre une valeur constante jusqu'à la sénescence, qui se traduit par une immobilité quasi totale du cytoplasme. La vitesse maximale dans le cas de l'Élodée est de 3 mm/mn.

La cyclose fait ressortir l'activité et l'irritabilité du cytoplasme. C'est une **manifestation énergétique,** caractéristique de la vie de la cellule. Pour expliquer le phénomène, il faudrait faire appel à des plissements rythmiques de chaînes fibreuses de nature protidique. Nous retrouverons des mouvements cellulaires en étudiant la division cellulaire (voir chap. 12).

II. LES ÉCHANGES CELLULAIRES

Entre une cellule et ses voisines ou entre une cellule et le milieu ambiant, il existe des échanges permanents : prélèvement des matériaux nécessaires au métabolisme cellulaire, rejet de sécrétions ou de déchets résultant de l'activité cellulaire. Précisons ce qu'il faut entendre par milieu ambiant. Si nous n'envisageons pas les échanges gazeux respiratoires ou chlorophylliens, étudiés en classe de Première, le milieu ambiant est toujours une solution aqueuse. En effet, pour les organismes aquatiques de petite taille, toutes les cellules sont au contact de l'eau ; pour les organismes de grande taille, aquatiques ou non, le milieu ambiant est représenté par le sang et la lymphe pour les Animaux, par la sève pour les Végétaux. Nous nous limiterons de ce fait aux échanges d'eau et de substances dissoutes.

A - MISE EN ÉVIDENCE DES ÉCHANGES CELLULAIRES

A l'œil nu **1° Chez les Végétaux.**

A l'aide d'un perce-bouchons de 5 millimètres de diamètre, on taille dans une grosse pomme de terre 5 cylindres de 50 millimètres de haut. Chaque cylindre est plongé dans une des cinq solutions suivantes réparties dans des tubes à essai : eau distillée, solutions de saccharose à 10 %, 20 %, 30 %, 40 %. Après une heure environ, on mesure les cylindres en ne considérant que la grande dimension (fig. 2).

Le cylindre placé dans l'eau distillée a augmenté de longueur, celui immergé dans la solution de saccharose à 10 % présente une variation plus faible ; la solution à 20 % n'a provoqué aucune modification ; dans les solutions concentrées (30 %, 40 %), la longueur des cylindres a diminué et ils sont moins fermes.

Ces variations de longueur des cylindres représentent une somme de petites variations au niveau de chaque cellule constituant la « chair » de la pomme de terre. Suivant la concentration du milieu, il y a **gain ou perte de matière, au profit ou aux dépens des cellules.**

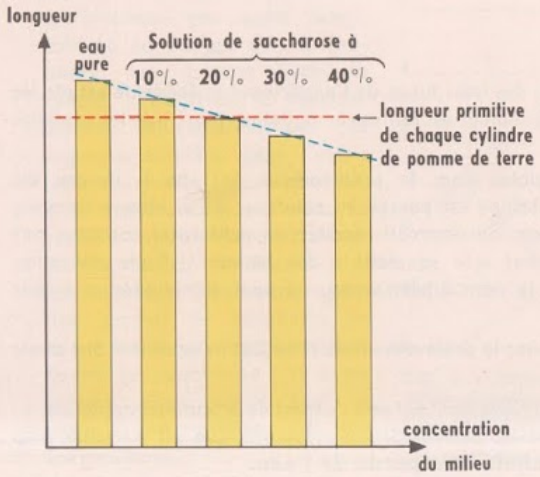


FIG. 2. - *Variation de la longueur des cylindres de pomme de terre en fonction de la concentration du milieu extérieur.*

2° Chez les Animaux.

Trois tubes à essai contiennent respectivement les solutions suivantes :

— Tube 1 : eau distillée;

— Tube 2 : solution de chlorure de sodium à 8 g/litre;

— Tube 3 : solution de chlorure de sodium à 100 g/litre.

Dans chaque tube, on fait arriver deux gouttes de sang défibriné de Mouton et on agite le mélange (fig. 3).

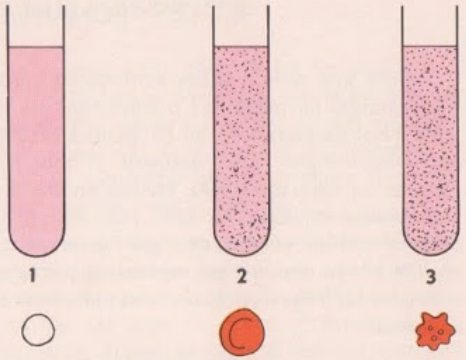


FIG. 3. - *Échanges d'eau entre les globules rouges et le milieu. 1. Eau distillée. 2. Solution de chlorure de sodium à 8 g par litre. 3. Solution de chlorure de sodium à 100 g par litre (voir le texte).*

Le contenu du tube 1 est rose mais parfaitement transparent, celui des tubes 2 et 3 est rose mais opaque. En laissant reposer les tubes, on voit apparaître un culot surmonté d'un liquide clair dans les tubes 2 et 3, le contenu du tube 1 restant uniformément coloré en rose. Les tubes 2 et 3 renferment donc une suspension dont la phase « solide » est représentée par les globules rouges qui sédimentent; le tube 1 renferme une solution qui par sa couleur ne peut être qu'une solution d'hémoglobine.

Les globules rouges placés dans l'eau distillée auraient disparu ; ces cellules seraient **sensibles à la concentration du milieu extérieur.** Le microscope va permettre de compléter ces observations.

Au microscope Pour la mise en évidence des échanges cellulaires au microscope, nous distinguerons échanges d'eau et échanges de substances dissoutes.

1° Échanges d'eau.

a) **Globules rouges.**

Une goutte du contenu de chacun des trois tubes de l'expérience précédente est placée entre lame et lamelle (fig. 3). Le prélèvement est fait après agitation pour que les globules rouges se trouvent en suspension.

— Les globules rouges restent invisibles dans le prélèvement du tube 1. Ils ont été **profondément altérés,** l'hémoglobine est passée en solution ; on a obtenu du sang laqué. Toutefois, par centrifugation, on pourrait récolter un petit culot constitué par une substance incolore représentant « le squelette » des hématies. Cette altération des globules rouges, qui prend le nom d'**hémolyse,** ne peut s'expliquer que par **pénétration d'eau.**

— Les globules rouges sont visibles dans le prélèvement du tube 2 et ne semblent pas avoir changé de forme.

— Les globules rouges du troisième prélèvement ont pris l'aspect de « pommes épineuses »; on parle de globules rouges crénelés. La membrane cytoplasmique est devenue trop grande ; elle s'est ridée car **les cellules ont perdu de l'eau.**

Ces observations microscopiques confirment la sensibilité des cellules animales à la concentration du milieu extérieur.

b) **Épiderme de Chou rouge.**

Quand on déchire une feuille de Chou rouge, on observe à l'œil nu trois parties : de part et d'autre d'une lame blanche épaisse de quelques millimètres, représentant la partie charnue de la feuille, une fine pellicule colorée en rouge violet constitue l'épiderme. A l'aide d'une lame de rasoir, on pratique une très petite coupe tangentielle qui est montée entre lame et lamelle dans une goutte d'eau. Après observation, cette coupe est plongée pendant 5 minutes dans une solution de saccharose à 10 % puis remise entre lame et lamelle dans une goutte de la solution d'où elle est tirée. En utilisant toujours la même coupe et en procédant toujours de la même manière, on fera agir successivement une solution de saccharose à 20 % et à 30 %. On peut même, dès la première observation, repérer une cellule et la retrouver d'une manipulation à l'autre comme cela a été fait pour les photographies de la figure 1. Étant donné la petite taille des cellules les observations sont faites au fort grossissement du microscope après avoir cherché au faible grossissement une région suffisamment mince.

— **Observation dans l'eau distillée** (fig. 1 A et 4 A).

Les cellules, limitées par la membrane cellulosique, présentent à l'intérieur une vaste plage, colorée en rouge, qui, à première vue, occupe toute la cellule. Il s'agit de la vacuole, colorée naturellement par des pigments solubles dans l'eau : les anthocyanes. Ceux-ci peuvent être « surconcentrés » dans la vacuole sous forme de cristaux ou de taches circulaires plus foncées. Une observation attentive permet de découvrir un mince liséré incolore comprimé contre la membrane : le cytoplasme. Une cellule dont la vacuole est gonflée est dite **turgescente.**

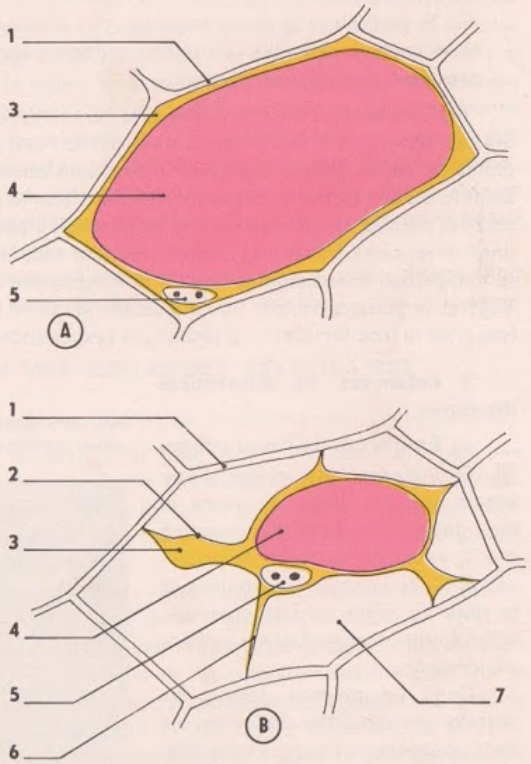


FIG. 4. - *Schémas d'une cellule turgescente (A) et d'une cellule plasmolysée (B). 1. Membrane cellulosique. 2. Membrane cytoplasmique. 3. Cytoplasme. 4. Vacuole. 5. Noyau. 6. Filament de cytoplasme. 7. Espace rempli par la solution concentrée dans laquelle baigne la cellule (saccharose à 30 %).*

— **Observation dans une solution de saccharose à 10 %.**
Les cellules offrent le même aspect que précédemment ; elles sont turgescentes.

— **Observation dans une solution de saccharose à 20 %** (fig. 1 B).
La vacuole a diminué de volume et le cytoplasme, entraîné par la contraction de la vacuole, s'est détaché de la membrane cellulosique, sauf en quelques points où il apparaît sous forme de **tractus cytoplasmiques.** Entre la membrane cellulosique et le cytoplasme, il y a absence de constituant cellulaire. La teinte plus foncée de la vacuole indique une concentration du suc vacuolaire qui ne peut s'expliquer que par **perte d'eau.** Une cellule dont la vacuole est rétractée est dite **plasmolysée.**

— **Observation dans une solution de saccharose à 30 %** (fig. 1 C et 4 B).
L'application d'une solution de saccharose à 30 % fait apparaître une vacuole encore plus petite, encore plus colorée. La perte d'eau a été plus importante, la plasmolyse est plus accentuée.

Si on replace la coupe dans de l'eau distillée, la vacuole reprend son volume initial et sa couleur primitive. La cellule redevient turgescente par **pénétration d'eau ;** on provoque une déplasmolyse.

Les cellules sont donc sensibles à la concentration du milieu extérieur, avec lequel elles ont des **échanges d'eau ;** les mouvements de l'eau peuvent s'effectuer dans le sens cellule-milieu ou milieu-cellule. Ces phénomènes sont communs aux cellules animales et végétales. Dans le cas des globules rouges placés dans l'eau, la pénétration d'eau entraîne une destruction des cellules. Le plus souvent, la pénétration d'eau provoque une turgescence limitée par une contrepression de la membrane. Précisons encore que, pour les Végétaux, les phénomènes se manifestent macroscopiquement : la turgescence se traduit par la fermeté, la rigidité du Végétal, la plasmolyse, par un amollissement qui est réversible dans la mesure où la plasmolyse n'est ni trop forte, ni trop prolongée (expérience avec les cylindres de pomme de terre).

2° Échanges de substances dissoutes.

a) **Épiderme de Chou rouge.**

On dépose une coupe d'épiderme sur une lame de verre et une goutte d'acétate d'ammonium à 4 % avant de recouvrir la préparation d'une lamelle. Le montage et la mise au point au fort grossissement du microscope doivent se faire rapidement.

Dans un premier temps, on observe une rétraction de la vacuole dont la couleur rouge s'intensifie. Il y a plasmolyse comme si le milieu extérieur était constitué par une solution de saccharose concentré. Bientôt, la vacuole retrouve son volume initial et change de couleur : de rouge elle devient mauve (fig. 5) et même bleue. Comment interpréter ce changement de couleur ? On peut extraire le pigment vacuolaire en broyant quelques feuilles de Chou rouge dans de l'eau. L'addition d'acétate d'ammonium à cette solution la fait virer au bleu. Le changement de couleur de la vacuole est donc dû à la **pénétration d'acétate d'ammonium.** Cette pénétration a pour conséquence une déplasmolyse spontanée.

FIG. 5. - *Pénétration de l'acétate d'ammonium dans une cellule épidermique de Chou rouge.*

Cl. Saucet

b) **Épiderme d'Oignon coloré au rouge neutre.**

Pour mettre en évidence les vacuoles dans la cellule végétale, nous avons utilisé le rouge neutre. Cette substance dissoute pénètre très rapidement dans la cellule. La vacuole nous est apparue intensément colorée alors que la solution l'était faiblement (0,05 g %). Non seulement il y a pénétration d'une substance dissoute, mais **accumulation.** Il est possible de montrer que la pénétration du rouge neutre est influencée par la concentration du milieu en ions H+, concentration traduite par le symbole pH (1). Un fragment d'épiderme, plongé pendant 5 minutes dans une solution de pH 4,5, additionnée de rouge neutre, est observé au microscope. On constate que le colorant n'a pas pénétré dans la cellule ; seule la membrane a fixé le rouge neutre. En remplaçant la solution de pH 4,5 par une solution de pH 7,5, tout en conservant la même préparation sur la platine du microscope, on observe la décoloration de la membrane cellulosique et la pénétration du rouge neutre dans la vacuole. Le transfert de ces cellules colorées en milieu acide (pH 4,5) ne perturbe pas la coloration. **Le pH influence seulement la pénétration du colorant dans la cellule.**

Les cellules colorées, placées dans une solution concentrée de saccharose, nous avaient permis de prouver l'existence d'une membrane cytoplasmique. Cette préparation faisait apparaître une vacuole rétractée (figure de plasmolyse) et très colorée.

La coloration plus intense dans le cas d'une plasmolyse traduit une concentration du suc vacuolaire par **départ d'eau sans sortie du rouge neutre.**

B - INTERPRÉTATION DES ÉCHANGES CELLULAIRES

Interprétation des échanges d'eau

1° Un phénomène physique : l'osmose (voir cours de 1re D).

On ferme la base d'un tube élargi en entonnoir par une membrane de cellophane. On introduit dans le tube une solution concentrée de chlorure de sodium ou de sulfate de cuivre et on plonge la partie évasée dans un cristallisoir contenant de l'eau distillée. On repère le niveau de la solution de sulfate de cuivre dans le tube.

Le niveau de la solution contenue dans le tube s'élève lentement ; le volume augmente dans le tube, ce qui implique la pénétration de l'eau du cristallisoir. Les molécules de chlorure de sodium ou de sulfate de cuivre en solution exercent une force d'attraction vis-à-vis des molécules d'eau. On parle de force osmotique ou de **pression osmotique,** car le phénomène porte le nom d'**osmose ;** l'appareil est un osmomètre. L'eau va du milieu le moins concentré vers le milieu le plus concentré en substances dissoutes. La solution de chlorure de sodium ou de sulfate de cuivre représente le milieu le plus concentré ; il est dit **hypertonique** par rapport à l'eau du cristallisoir qui constitue un milieu

(1) pH = « potentiel hydrogène » exprimé par les chiffres suivants : pH = 7 milieu neutre, de 7 à 0 milieu d'acidité croissante, de 7 à 14 milieu d'alcalinité croissante. On obtient un certain pH en utilisant en proportions convenables les phosphates disodique et monopotassique.

hypotonique par rapport à la solution de sulfate de cuivre ou de chlorure de sodium.

Le niveau dans le tube, après être passé par un maximum, descend et s'arrête au même niveau que l'eau du cristallisoir. Les concentrations sont alors égales de part et d'autre de la membrane ; on dit que l'**isotonie** est réalisée.

Nous savons déjà que cet osmomètre ne permet pas de mesurer la pression osmotique d'une solution, car l'osmose se complique d'une diffusion à travers une membrane, phénomène appelé **dialyse.** La cellophane laisse en effet passer l'eau et les substances dissoutes ; c'est une membrane **perméable.** On peut réaliser une membrane qui ne laisse passer que l'eau. Un osmomètre équipé d'une telle membrane, dite **hémiperméable,** permet de mesurer la pression osmotique d'une solution.

La pression osmotique π exprimée en atmosphères est proportionnelle à la température absolue T et à la concentration de la solution n, concentration exprimée en molécule-gramme par litre (α : coefficient de proportionnalité = 0,082).

$$\pi = \alpha T n$$

Pour les substances ionisées, n est corrigé par le coefficient d'ionisation.

2° Application de l'osmose à la cellule.

Nous avons mis en évidence des échanges d'eau entre la cellule et le milieu ; le courant d'eau rappelle celui observé dans l'osmomètre. L'ensemble membrane cytoplasmique-cytoplasme peut être assimilé à la membrane de cellophane, le suc vacuolaire à la solution de l'osmomètre. Une cellule, placée dans un **milieu hypotonique,** c'est-à-dire moins concentré que son suc vacuolaire, **gagne de l'eau** (turgescence), placée dans un **milieu hypertonique,** c'est-à-dire plus concentré que son suc vacuolaire, **perd de l'eau** (plasmolyse). Quand il y a isotonie, les échanges d'eau sont nuls.

Il est possible de calculer la pression osmotique à l'intérieur d'une cellule. Vis-à-vis d'une solution de saccharose, membrane cytoplasmique et cytoplasme constituent une membrane **hémiperméable.** En fait, le saccharose pénètre très lentement dans la cellule mais pour une expérience de courte durée, cette pénétration est négligeable. On cherche donc la concentration de saccharose qui ne provoque aucune modification, ni turgescence, ni plasmolyse. Ainsi, dans l'expérience avec des cylindres de pomme de terre, la solution de saccharose à 20 %, soit 200 g/litre, n'entraîne aucune variation de longueur des cylindres. La pression osmotique à l'intérieur des cellules est égale à la pression osmotique d'une solution de saccharose à 200 g/litre. En appliquant la formule $\pi = \alpha T n$, on a :

— n (concentration en molécule-gramme par litre) ; sachant que la masse moléculaire du saccharose est 342 :

$$n = 1 \text{ molécule } \frac{200}{342} = \frac{200}{342} \text{ de molécule}$$

— T (température absolue); si on opère à 17° :

$$T = 273 + 17 = 290°$$

— α (coefficient de proportionnalité) :

$$\pi = 0{,}082 \times 290 \times \frac{200}{342} = 13{,}9 \text{ atmosphères.}$$

La concentration du suc vacuolaire varie et, de ce fait, la pression osmotique de la cellule se modifie. Elle diminue par pénétration d'eau, elle augmente par départ d'eau ou par pénétration de substances dissoutes comme l'acétate d'ammonium. On peut alors expliquer la

déplasmolyse spontanée. Le milieu extérieur est au départ plus concentré (p. 188-189, acétate d'ammonium à 4 %) que le suc vacuolaire ; la cellule perd de l'eau qui dilue le milieu extérieur. L'acétate d'ammonium pénètre dans la cellule, le milieu extérieur s'en trouve moins concentré et le suc vacuolaire plus concentré ; le courant d'eau s'inverse, la cellule est à nouveau turgescente.

Précisons encore que l'augmentation de la pression osmotique peut, dans certains cas, être due à une réaction d'hydrolyse à l'intérieur de la cellule :

$$\underset{\text{amidon}}{(C_6H_{10}O_5)n} + \underset{\text{eau}}{nH_2O} \longrightarrow \underset{\text{glucose}}{nC_6H_{12}O_6}$$

Interprétation des échanges de substances dissoutes

Membrane cytoplasmique et cytoplasme ne se comportent pas comme une membrane hémiperméable puisque nous avons constaté le passage de substances dissoutes comme l'acétate d'ammonium ou le rouge neutre. Nous tenterons d'expliquer cette perméabilité par un phénomène physique et nous verrons en quoi il est insuffisant.

1° Un phénomène physique : la diffusion (fig. 6).

Dans deux tubes contenant de la gélose à 200 g °/₀₀, on fait arriver une solution de bichromate de potassium ou une solution de rouge Congo. En quelques jours, la gélose du tube 1 est colorée en jaune par le bichromate alors que celle du tube 2 est restée incolore. Les molécules de bichromate, plus petites que les micelles du rouge Congo, ont occupé plus vite le volume mis à leur disposition ; **elles ont diffusé.** Généralement, la vitesse de diffusion, due à l'agitation moléculaire, est d'autant plus grande que les molécules de la substance en solution sont plus petites. Cela reste valable si on interpose une membrane perméable ; on parle de **perméabilité différentielle.**

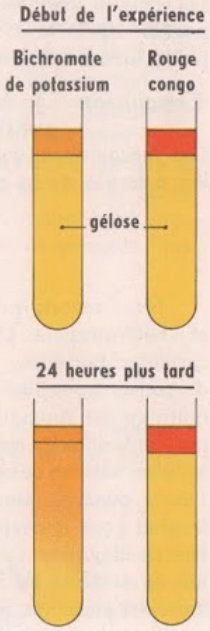


FIG. 6. - *Diffusion en milieu homogène.*

2° Application de la diffusion à la cellule.

On peut assimiler le cytoplasme à la gélose et la solution de bichromate de potassium à la solution d'acétate d'ammonium qui pénètre très vite dans la cellule ; le rouge Congo peut être rapproché du saccharose qui pénètre très lentement. Si on considère les masses moléculaires, il existe une différence entre celle du bichromate de potassium et celle du rouge Congo. On retrouve cette différence entre l'acétate d'ammonium (M. M. = 77) et le saccharose (M. M. = 342).

Nous n'avons envisagé que la diffusion, mais d'autres phénomènes physiques ont servi de base à différentes théories cherchant à expliquer les échanges cellulaires. Nous n'exposerons pas ces théories, nous rappellerons un phénomène mentionné au chapitre précédent, **la pinocytose.** Cette ingestion de gouttelettes liquides par invagination de la surface cellulaire joue vraisemblablement un rôle.

3° Insuffisance des phénomènes physiques pour interpréter les échanges de substances dissoutes.

Nous avons mis en évidence la pénétration rapide du rouge neutre. Or cette substance organique a une masse moléculaire élevée et la diffusion devrait être lente. De plus, quand la pénétration est achevée, les concentrations ne sont pas égales à l'intérieur de la cellule et dans le milieu extérieur. Cette différence de concentrations se manifeste par une coloration plus soutenue à l'intérieur qu'à l'extérieur ; **la cellule accumule le rouge neutre.** Ce phénomène d'accumulation est très fréquent ; nous ne citerons que deux exemples. Les globules rouges sont riches en chlorure de potassium et pauvres en chlorure de sodium, alors que c'est l'inverse dans le plasma ; certaines Algues accumulent de l'iode contenue à l'état de traces dans l'eau de mer.

Une autre observation est difficilement interprétable par les phénomènes physiques. Nous avons vu en effet que le rouge neutre pénètre dans la cellule mais **ne ressort pas.** Cela revient à dire que la cellule est perméable au rouge neutre dans le sens milieu-cellule mais imperméable dans le sens cellule-milieu. L'ensemble cytoplasme-membrane cytoplasmique possède une **perméabilité** dite **orientée** qui n'existe pas avec une membrane inerte.

Avant de conclure, relatons une dernière expérience. Trois morceaux de Betterave rouge bien lavés sont immergés dans trois récipients remplis d'eau. Au récipient 2, on ajoute 5 cm³ d'acide acétique; on cuit le contenu du troisième récipient. Deux jours plus tard, l'eau est claire dans le premier récipient et colorée en rouge dans les deux autres. Les cellules vivantes ne laissent pas échapper le colorant ; par contre, la diffusion est possible après la mort des cellules, mort provoquée par l'acide acétique ou la cuisson (coagulation des albumines).

Conclusion Les échanges cellulaires s'expliquent par des phénomènes physiques tels que l'osmose, la diffusion, mais ces phénomènes restent souvent insuffisants. Des mécanismes, incomplètement connus d'ailleurs, interviennent ; ces mécanismes sont liés à la **vie de la cellule.**

III. NUTRITION DE LA CELLULE

Nous savons qu'il est possible de distinguer deux modes de nutrition : l'autotrophie et l'hétérotrophie. L'autotrophie, mode de nutrition des cellules chlorophylliennes et de certaines Bactéries, consiste à effectuer la synthèse de matières organiques à partir de petites molécules minérales, gaz carbonique en particulier ; l'hétérotrophie, mode de nutrition des Animaux, des Champignons et de la plupart des Bactéries, est caractérisée par l'utilisation de matières organiques simples fournies par les êtres autotrophes. Certaines cellules, hétérotrophes pour le carbone, sont autotrophes pour l'azote puisqu'elles utilisent l'azote minéral (Moisissures, quelques Bactéries, Levures), mais la plupart sont hétérotrophes pour le carbone et pour l'azote. Quoi qu'il en soit, la cellule est le siège de **synthèses** aboutissant à de la matière vivante ou à des substances de réserve. Après avoir mis en évidence les réserves cellulaires, nous étudierons un exemple de synthèse : la synthèse des protéines, molécules géantes constituant la partie essentielle de la cellule. Synthèse implique **énergie** et **catalyseur.** Cet exemple nous conduira à envisager les aspects énergétiques et enzymatiques de la nutrition cellulaire.

A - MISE EN ÉVIDENCE DES RÉSERVES

Le glycogène Nous savons que le glycogène, appelé par Cl. Bernard « amidon animal », est un glucide, de même formule brute que l'amidon $(C_6H_{10}O_5)n$, présent dans les cellules animales et les Champignons. Il est particulièrement abondant dans le foie où sa quantité varie de 15 à 50 g °/₀₀. Plusieurs méthodes permettent de l'extraire ; nous choisirons la plus simple.

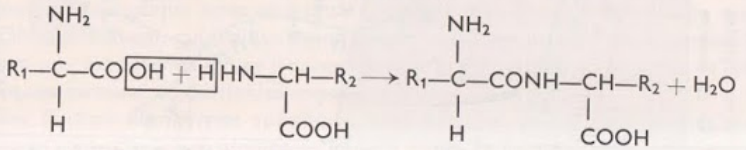
Un foie de Souris fraîchement prélevé est divisé en petits morceaux et jeté dans de l'eau bouillante. Les morceaux sont ensuite broyés avec du sable siliceux pour dilacérer les cellules hépatiques et libérer le glycogène. Le broyat est mélangé à un excès de sulfate de sodium concentré et porté à ébullition pendant quelques minutes. Les matières albuminoïdes sont coagulées par le sel concentré et par la chaleur. La filtration permet de recueillir un liquide opalescent qui se colore en brun acajou sous l'action de l'eau iodée. Cette coloration caractérise le glycogène.

L'amidon Nous avons eu l'occasion d'observer cette substance de réserve dans les cellules de la pulpe de Banane. Il est possible de mettre en évidence l'amidon dans la « chair de Pomme de terre » par exemple. Pour cela, il suffit de gratter la section d'une Pomme de terre et de diluer le produit dans une goutte d'eau iodée sur une lame de verre. On observe au microscope les grains d'amidon colorés en bleu par l'eau iodée, grains extraits des cellules par grattage.

Les lipides et les protides de la graine de Ricin En frottant une graine de Ricin sur une feuille de papier, on obtient une tache translucide qui persiste à chaud ; c'est la réaction caractéristique des lipides (huile de Ricin). Cette mise en évidence peut se compléter par l'observation d'une coupe placée dans une goutte de rouge de Soudan III : dans les cellules, de nombreuses enclaves apparaissent colorées en rouge orangé. Une deuxième coupe, traitée par l'acide nitrique et montée dans une goutte d'huile de Ricin, montre des grains ovoïdes, colorés en jaune (coloration caractéristique des protides) : **les grains d'aleurone.** Chaque grain présente une plaquette, le **cristalloïde,** accompagnée d'un ou deux corpuscules, **les globoïdes.**

B - UN EXEMPLE DE SYNTHÈSE : LA SYNTHÈSE DES PROTÉINES

Les protéines sont formées d'acides aminés qui, comme leur nom l'indique, possèdent une fonction acide (—COOH) et une fonction amine (—NH_2). Les acides aminés peuvent s'unir par liaison peptidique avec élimination d'eau.



CONH : liaison peptidique

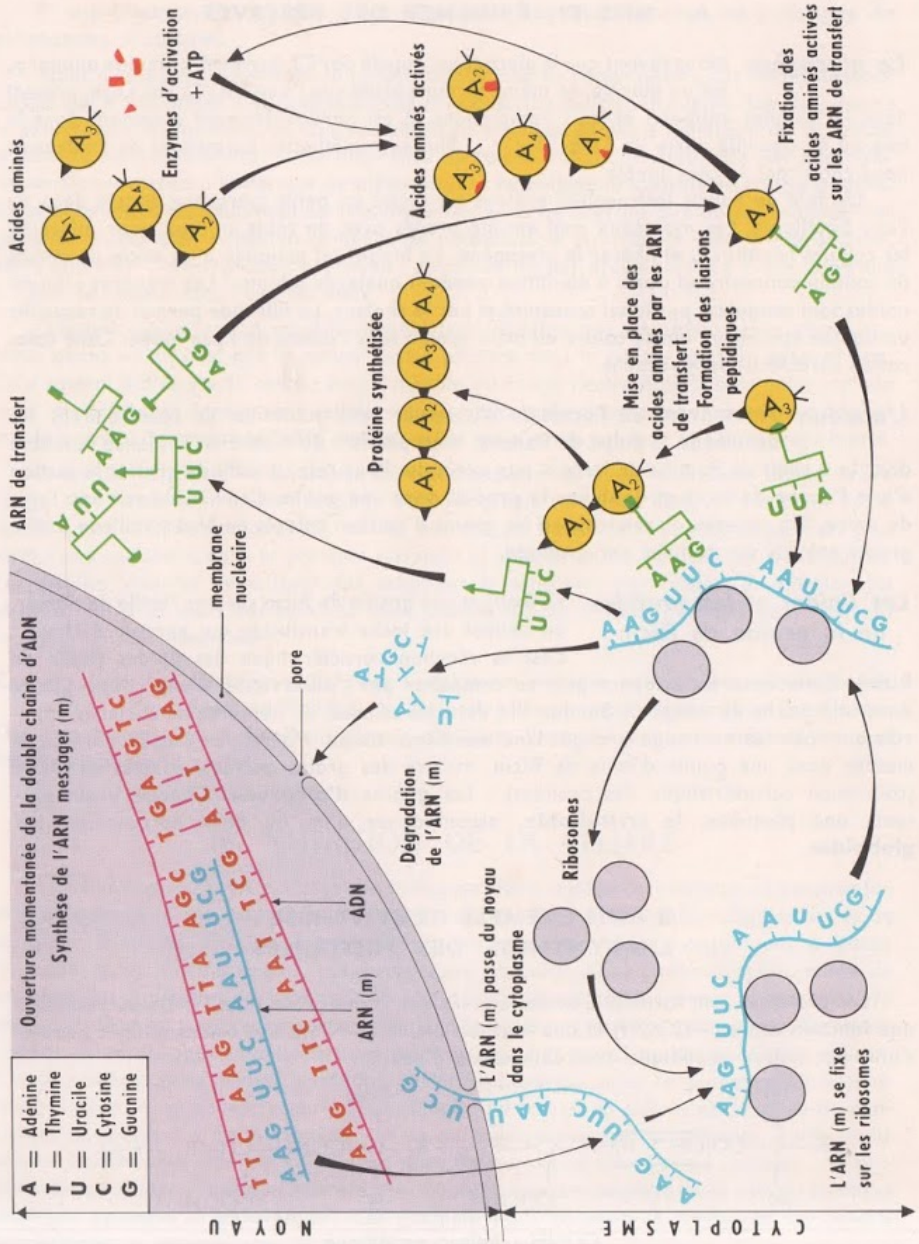


FIG. 7. - *Représentation schématique de la synthèse des protéines.*

La décomposition des protéines par hydrolyse donne 20 acides aminés différents. A partir de ces 20 acides aminés, il peut se former un nombre infini de protéines suivant la longueur de la chaîne, les acides aminés constitutifs et l'ordre d'arrangement des acides aminés le long de cette chaîne. Les 20 acides aminés sont comparables aux 26 lettres de l'alphabet qui permettent de composer un nombre infini de phrases.

Quelques faits fondamentaux Une cellule reçoit les acides aminés issus de la simplification moléculaire. Ces acides aminés formaient une protéine donnée. La simplification moléculaire a fait perdre à cette grosse molécule sa spécificité et ses acides aminés constitutifs vont pouvoir être arrangés différemment pour former une **protéine spécifique.** La spécificité des protéines constituant les cellules détermine la spécificité cellulaire. Nous verrons que les facteurs d'hérédité sont les gènes répartis dans le noyau et constitués par des acides désoxyribonucléiques (ADN). La synthèse des protéines semble être sous le **contrôle des ADN du noyau.**

Un fait d'observation montre le rôle des acides ribonucléiques (ARN) dans la synthèse des protéines. En effet l'ARN est toujours abondant dans le cytoplasme des cellules qui synthétisent beaucoup de protéines, et des cellules stimulées pour élaborer des protéines augmentent immédiatement leur teneur en ARN. Les biochimistes ont trouvé que les **ribosomes,** granules localisés le long du réticulum, contiennent la plupart de l'ARN de la cellule et que les protéines nouvellement formées sont **associées à eux.**

ADN et ARN ne sont pas aussi indépendants que pourrait le laisser supposer leur localisation. En effet, on a pu obtenir *in vitro* de l'**ARN sous l'influence de l'ADN.**

Mécanisme de la synthèse Utilisant des techniques variées, les biologistes sont arrivés à assembler les pièces du puzzle : rôle du noyau riche en ADN, importance des ribosomes et de l'ARN du cytoplasme, possibilité d'une copie d'ADN sous forme d'ARN. Nous ne pouvons relater les expériences qui ont permis de préciser le processus de cette synthèse ; nous ne pouvons que résumer les phénomènes que schématise la figure 7 et dont certaines parties sont encore hypothétiques.

La cellule présente des « plans de montage » correspondant à ses besoins en protéines différentes. Ces « plans » sont inscrits au niveau moléculaire dans la macromolécule **d'ADN du noyau.** En effet on sait que l'ordre suivant lequel doivent s'associer les acides aminés qui formeront la protéine est représenté par la séquence des bases A, T, C, G (adénine, thymine, cytosine, guanine) de la molécule d'ADN et qu'un acide aminé est déterminé par un groupe de trois bases. En aucun cas, les « plans originaux » ne quittent le noyau. Le « plan » est transmis sous forme d'un « message circulant » qui passe du noyau dans le cytoplasme : **l'ARN messager.** Cet ARN, formé d'un filament unique, est synthétisé à partir d'une des chaînes de l'ADN. On notera que dans cette chaîne d'ARN une des bases, la thymine, est remplacée par l'uracile. L'ARN messager, « copie » de l'original, est en quelque sorte un négatif qui porte « en creux » le message « en plein » de l'ADN. Ce filament, qui indique la nature et l'ordre des acides aminés, conduit « l'information » aux **ribosomes** qui se trouvent ainsi « programmés » ; on parle de **ribosomes spécifiques** formant de véritables « patrons ».

Sous l'action d'**enzymes** spécifiques et d'ATP, les acides aminés présents dans le cytoplasme sont activés par rupture de liaisons riches en énergie. Ces acides aminés activés se fixent alors sur des molécules d'ARN particulières appelées **ARN de transfert.** Par

cet ARN ils sont amenés aux ribosomes et mis en place sur l'ARN messager, les trois bases de l'ARN de transfert s'appariant avec celles de l'ARN messager. Rappelons que l'uracile, comme la thymine, s'unit toujours à l'adénine, et la cytosine à la guanine. On comprend dès lors comment l'ARN messager dicte quels acides aminés sont utilisés et dans quel ordre ils s'accrochent les uns aux autres pour former la protéine. L'énergie des acides aminés permet leur union (formation de liaisons peptidiques). La nouvelle molécule de protéine se détache du ribosome de même que les molécules d'ARN de transfert et d'ARN messager. Ces dernières sont alors dégradées.

Cette hypothèse sur la relation entre l'ADN et la synthèse des protéines pourrait être résumée d'une façon simple : **« l'ADN fait l'ARN et l'ARN fait les protéines ».**

Aspects de la nutrition dégagés de cet exemple

1° Aspect énergétique.

La synthèse de composés biologiques exige de grandes quantités d'énergie. Cette énergie est emmagasinée dans les liaisons chimiques de certaines molécules et libérée par la rupture de ces liaisons. Parmi ces molécules particulières, citons l'adénosine triphosphate ou ATP. L'ATP est constituée par une molécule d'adénine associée à une molécule de ribose (adénosine). Le ribose peut fixer une ou plusieurs molécules d'acide phosphorique :

— AMP = adénosine monophosphate
— ADP = — diphosphate
— ATP = — triphosphate.

En se dégradant, ces molécules libèrent de l'énergie.

$$ATP \longrightarrow ADP + P + 8 \text{ kcal.}$$
$$ADP \longrightarrow AMP + P + 8 \text{ kcal.}$$
$$AMP \longrightarrow A + P + 2 \text{ kcal.}$$

L'**activation** des acides aminés se fait grâce à l'ATP qui peut se reconstituer au cours des oxydations respiratoires et représente le « pivot » des échanges énergétiques.

2° Aspect enzymatique.

L'étude de la digestion et de la respiration nous a permis de définir les **enzymes.** On appelle enzyme une substance organique élaborée par un être vivant et susceptible d'agir dans des conditions compatibles avec la vie, même en dehors de l'organisme qui l'a produite. Rappelons quelques propriétés essentielles :

— Les enzymes ont une **activité considérable ;** ces biocatalyseurs sont capables de s'attaquer à une masse de substrat bien supérieure à la leur ;

— Les enzymes assurent la **régulation des processus** pour qu'ils restent **biologiques ;** exemple : la dégradation de l'eau oxygénée réclame 18000 cal/molécule-gramme, avec un catalyseur comme la mousse de platine il ne faut plus que 12 000 cal environ, la présence d'une enzyme réduit à 2 000 cal l'énergie nécessaire ;

— L'activité des enzymes n'est possible que si ces catalyseurs disposent de **surfaces considérables** pour accomplir leurs réactions.

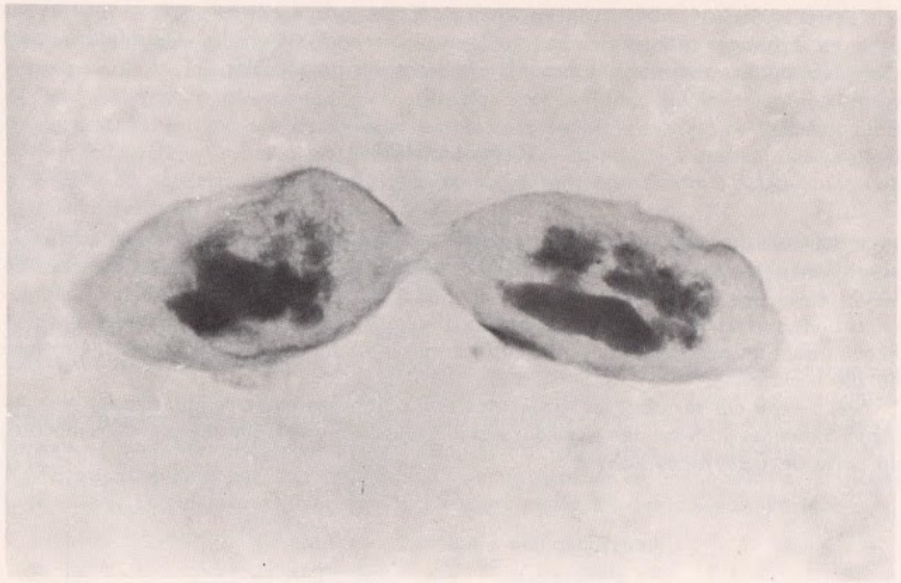
Les enzymes ont une grande importance dans la nutrition de la cellule, en particulier pour les **échanges d'énergie.** Les synthèses, comme d'ailleurs les dégradations, sont contrôlées par les enzymes qui disposent de surfaces considérables.

CONCLUSION

Organisation et vie cellulaire

L'ultrastructure cellulaire a fait ressortir une **importante extension des surfaces.** Nous donnerons un exemple : une cellule végétale dont le volume approximatif est de 100 μ^3 développe une surface interne voisine de 5 000 μ^2. De plus, les micelles colloïdales offrent une surface considérable ; on estime que les 5 kg de matières colloïdales du corps humain dont les micelles ont des dimensions moyennes de 5 mμ développent une surface de 200 hectares.

Au niveau des surfaces, les **molécules** sont **orientées** et, de ce fait, tous les groupements chimiques actifs de même catégorie sont groupés. Il en résulte une activité renforcée ; on parle de **« surfaces actives ».**



Cl. Saucet

FIG. 1. - *Division d'une Paramécie, phase finale.*

LA DIVISION CELLULAIRE

« Toute cellule provient d'une cellule. » Cette simple phrase, révolutionnaire en 1850, est devenue aujourd'hui un lieu commun dont la portée reste cependant considérable. La reproduction des êtres unicellulaires (fig. 1), l'édification d'un organisme pluricellulaire laissent pressentir l'importance de la division cellulaire.

Ce phénomène s'effectue selon deux modalités. L'une, très rare, est la division directe ; l'autre, la division indirecte, ou ***mitose,*** *est quasi générale dans les deux règnes végétal et animal.*

I. OBSERVATION DE PRÉPARATIONS COLORÉES

A - MITOSE DANS LA CELLULE VÉGÉTALE

Méthode d'observation Des Oignons, à bulbe long de préférence, sont mis à « germer » sur un verre d'eau. Les jeunes racines atteignant 5 à 10 millimètres sont placées dans de l'alcool acétique (3 vol. d'alcool à 95 % + 1 vol. d'acide acétique pur) pendant 1 heure à 3 jours. Les racines ainsi fixées sont plongées dans une coupelle contenant quelques centimètres cubes d'alcool et d'acide chlorhydrique (1 vol. d'acide chlorhydrique pur + 1 vol. d'alcool à 95°). En 10 minutes environ, elles s'éclaircissent et sont suffisamment molles pour être écrasées : placer la racine sur une

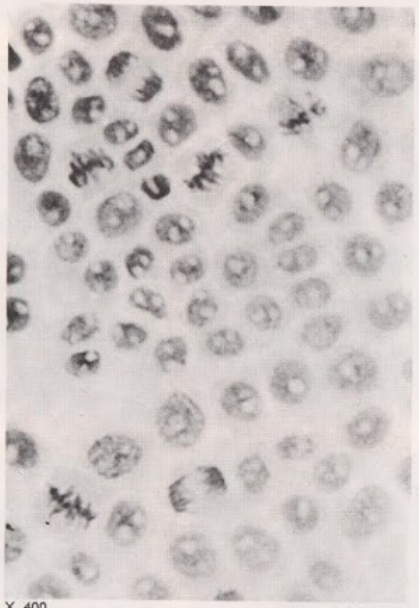
lame, recouvrir avec une lamelle puis appuyer fortement sur celle-ci avec le pouce ; retirer ensuite la lamelle en la faisant glisser sans presser. La préparation, séchée par agitation dans l'air, est rincée et colorée soit avec le panchrome de Laveran soit au bleu de toluidine-éosine. Cette dernière coloration a l'avantage d'être très rapide : recouvrir de bleu de toluidine phéniqué pendant 5 minutes ; après rinçage, la préparation est trempée pendant 30 secondes dans une solution aqueuse d'éosine, rincée à nouveau, déshydratée et montée au baume du Canada sous une lamelle, si on désire la conserver.

Observation **1° Vue d'ensemble** (fig. 2).

Au faible grossissement du microscope, on constate que la pointe de la racine est formée de petites cellules isodiamétriques à cytoplasme dense. Au-delà de ce tissu, appelé **méristème,** les cellules à cytoplasme moins dense sont plus allongées. Au niveau du méristème, les noyaux des cellules, toujours colorés en bleu violet, peuvent présenter deux aspects :

— Certains sont volumineux, sphériques, et leur contenu finement granuleux forme un réseau très dense. Ce réseau, constitué de **chromatine,** laisse voir un nucléoplasme incolore et des taches très colorées, les **nucléoles.** De tels noyaux sont dits « au repos » ou **quiescents.**

— Dans d'autres cellules, le réseau de chromatine est plus lâche et a même pris un aspect filamenteux. Chaque filament, plus ou moins individualisé, représente un **chromosome.** Ces noyaux « en voie de division » présentent des figures variées ou **figures de mitose.**



× 400 Cl. Saucet

FIG. 2. - *Cellules de l'extrémité d'une racine d'Oignon.*

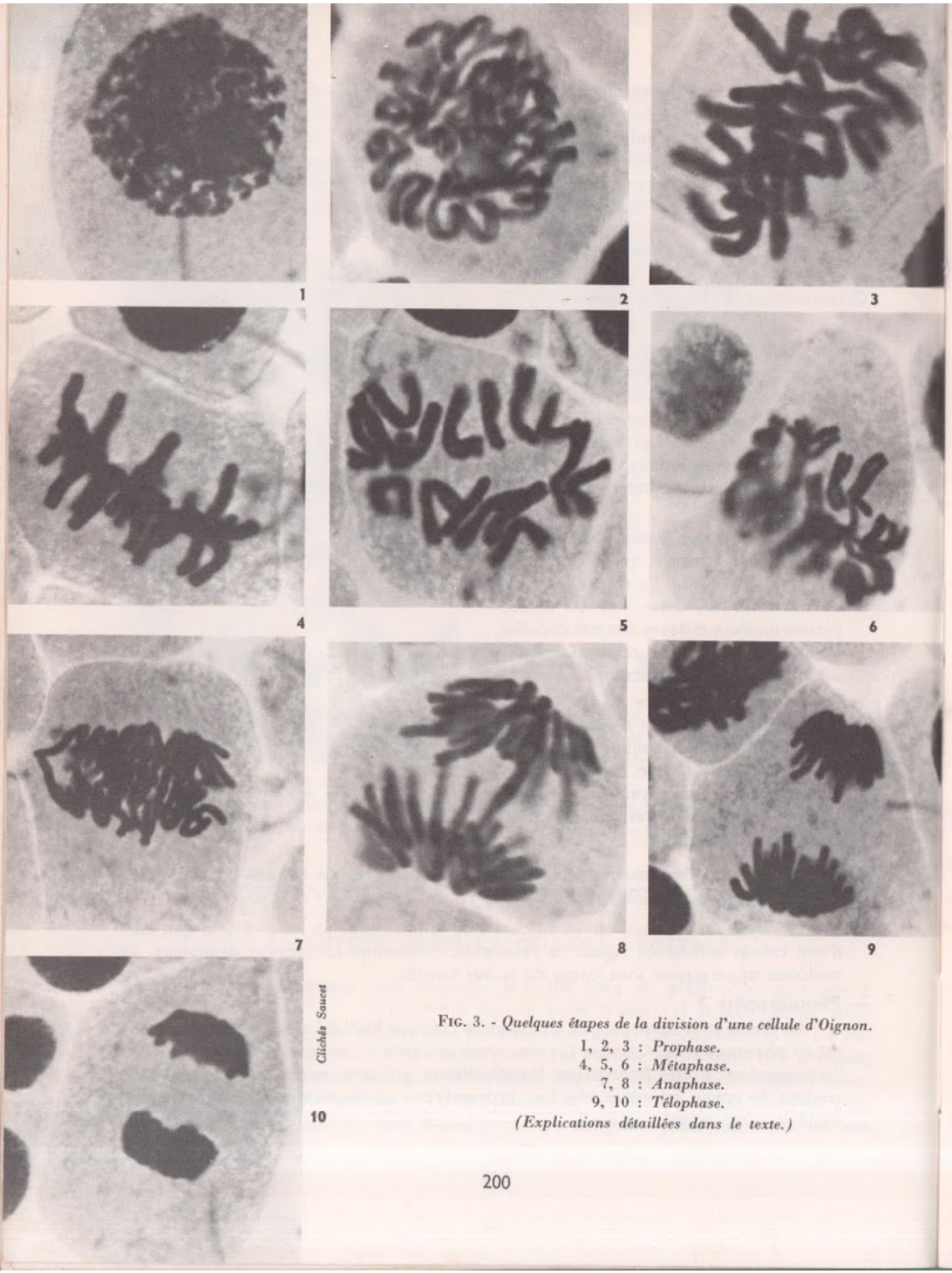
2° Analyse de documents photographiques : figures de mitose (fig. 3).

— **Photographie 1 :**

Le noyau de la cellule située au centre de la photographie est plus gros que celui d'une cellule voisine au repos. Le réseau de chromatine est lâche et granuleux, les nucléoles apparaissent sous forme de taches foncées.

— **Photographie 2 :**

La chromatine est organisée en filaments ; chaque filament plus ou moins flexueux est un **chromosome.** Certains chromosomes présentent une zone médiane plus claire correspondant à une **fissuration longitudinale** qui sera mieux vue plus loin. Le contour du noyau est moins régulier, la membrane nucléaire tend à disparaître ; les nucléoles s'estompent eux aussi.



Clichés Saucet

FIG. 3. - *Quelques étapes de la division d'une cellule d'Oignon.*
1, 2, 3 : *Prophase.*
4, 5, 6 : *Métaphase.*
7, 8 : *Anaphase.*
9, 10 : *Télophase.*
(Explications détaillées dans le texte.)

— **Photographie 3 :**

La membrane nucléaire et les nucléoles **ont disparu ;** les chromosomes sont bien **individualisés** à en juger par leur silhouette distincte. Remarquons qu'un des chromosomes est terminé par une différenciation globuleuse, appelée **satellite.**

— **Photographie 4 :**

Les chromosomes ne sont plus « en vrac » dans le cytoplasme ; ils forment, dans cette vue de profil, une ligne hérissée, à égale distance des deux pôles de la cellule. Ils sont donc venus se placer à l'**équateur** de la cellule.

— **Photographie 5 :**

Cette photographie correspond à la photographie précédente mais la disposition équatoriale apparaît sous un angle différent. La cellule est vue en effet de dessus et les chromosomes forment **une couronne équatoriale.** Tous les chromosomes qui ont l'aspect d'un V plus ou moins ouvert, sont fourchus à leurs extrémités et, pour certains, **la fissuration longitudinale** est plus avancée. Il est possible de compter les chromosomes ; le chiffre 16 est **caractéristique de l'espèce.**

— **Photographie 6 :**

Les chromosomes sont à l'équateur de la cellule, mais une région floue indique qu'ils ne sont pas sur un même plan ; cette photographie correspond à une couronne équatoriale vue de trois quarts. La fissuration longitudinale est **très marquée.**

— **Photographie 7 :**

L'équateur de la cellule est matérialisé par un enchevêtrement de chromosomes, mais deux points importants sont à remarquer. Tout d'abord le nombre est bien supérieur à 16 ; la **fissuration longitudinale,** amorcée dès le début de la mitose, **est achevée** et on a 32 chromosomes fils. Chaque chromosome fils, qui a gardé la forme d'un V plus ou moins ouvert, plus ou moins symétrique, a sa pointe tournée **en direction d'un pôle** de la cellule. On voit donc s'amorcer une **migration** de deux lots de chromosomes, lots **identiques** par le processus de fissuration longitudinale.

Le cytoplasme de cette cellule présente par ailleurs deux aspects : granuleux dans les angles, fibrillaires partout ailleurs, pour dessiner dans le plan d'observation un losange dont la petite diagonale correspond à l'équateur de la cellule. La cellule étant un volume, cette différenciation est un fuseau, **fuseau achromatique** formé en fait au début de la mitose.

— **Photographie 8 :**

La progression vers les pôles (ascension polaire) est **plus avancée.**

— **Photographie 9 :**

Les chromosomes de chaque lot, arrivés à un pôle de la cellule, se tassent, **perdent leur individualité ;** seules les extrémités en sont visibles. Entre les deux lots, l'aspect fibrillaire du cytoplasme témoigne encore de l'existence du fuseau achromatique.

— **Photographie 10 :**

Deux masses de chromatine se trouvent aux pôles de la cellule d'origine ; entre elles, apparaissent encore les restes du fuseau alors qu'une **cloison,** appelée membrane primaire, se dessine à l'équateur.

B - MITOSE DANS LA CELLULE ANIMALE

On observera des préparations du commerce renfermant des coupes d'oviductes d'Ascaris du Cheval.

L'Ascaris est un Ver rond dont le corps blanchâtre mesure 15 centimètres chez le mâle et 20 à 25 centimètres chez la femelle. On distingue plusieurs espèces suivant l'hôte parasité. L'organisation interne est relativement simple ; seuls les organes reproducteurs filiformes sont bien développés. Chez la femelle, les oviductes renferment des œufs issus de la fécondation des ovules par les spermatozoïdes. Ces œufs sont entourés d'une coque résistante et, dans cette coque, la cellule œuf se segmente pour donner, après la ponte, une larve qui éclot dans l'intestin d'un nouvel hôte.

Cl. Franbor

FIG. 4. - *Division d'une cellule animale (métaphase) ; première division de l'œuf d'Ascaris après la fécondation.*

Avant inclusion à la paraffine pour l'exécution des coupes, les oviductes subissent l'action d'un fixateur très pénétrant, nécessitée par la présence de la coque résistante entourant les œufs. Ce fixateur brutal mais indispensable a l'inconvénient d'entraîner une contraction du cytoplasme. Après fixation, les oviductes sont débités en coupes de 5 à 7 μ d'épaisseur ; ces coupes sont colorées comme les frottis de racines d'Oignon.

Les figures de mitose rappellent celles de la cellule végétale. Les chromosomes, longs et épais, ont souvent été sectionnés au moment de la confection des coupes. Leur nombre est toujours peu élevé chez l'Ascaris (2 ou 4 suivant les espèces). Nous ferons seulement ressortir les différences avec les observations faites dans la mitose de cellule végétale. La fibrillation du **fuseau achromatique** est **plus apparente** (fig. 4) que dans les cellules végétales et il est souvent possible de distinguer à un pôle au moins, à chaque pôle au mieux, une granulation très colorée autour de laquelle des fibrilles rayonnantes constituent l'**aster** (voir fig. 4 et 14). Ces différenciations apparues au début de la mitose sont issues de la division du **centrosome,** organite rencontré dans les cellules animales et dans les cellules de quelques Algues et de quelques Champignons.

II. LES CHROMOSOMES

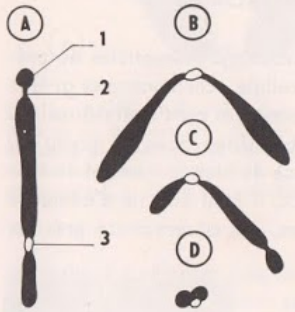
Les observations que nous venons de faire indiquent déjà l'importance de ces filaments appelés chromosomes dans la mitose (« mitos » en grec signifie filament). Nous nous proposons d'en faire une étude plus précise pour interpréter les documents observés.

A - FORME ET NOMBRE DES CHROMOSOMES

Les chromosomes ont généralement l'aspect de bâtonnets de 0,2 à 50 μ de long sur 0,2 à 2 μ de diamètre. Mentionnons l'existence de chromosomes géants (400 μ de long)

dans les noyaux de certains tissus de Diptères (Mouches, Moustiques, etc.), chromosomes qui feront l'objet d'un paragraphe par la suite. Un chromosome présente toujours une zone plus ou moins distincte qui le partage en **deux bras** (fig. 5). Cette zone, marquée par une constriction primaire, correspond au **centromère.** Une constriction secondaire délimite parfois un segment globuleux appelé **satellite.** La position du centromère permet de distinguer **plusieurs types** de chromosomes (fig. 5) : en bâtonnet, en V plus ou moins ouvert, aux branches plus ou moins symétriques, en forme de point car à bras très courts.

Le nombre et la forme des chromosomes est **caractéristique de l'espèce ;** l'ensemble constitue la garniture chromosomique ou, mieux, le **caryotype de l'espèce.** Donnons quelques exemples pris dans les deux règnes :



Règne animal	Règne végétal
— Ascaris du Cheval : 2 (*A. univalens*)	— Seigle : 14
— Drosophile : 8 (Mouche du vinaigre)	— Oignon : 16
— Grenouille : 26	— Haricot : 22
— Chat : 38	— Sapin : 24
— HOMME : 46	— Blé : 42
— Cheval : 66	— Tabac : 48
— Chien : 78	

FIG. 5. - *Diverses formes de chromosomes.* A. *En bâtonnet.* B et C. *en V.* D. *Punctiforme.* 1. *Satellite.* 2. *Constriction secondaire.* 3. *Centromère (constriction primaire).*

Il est à remarquer que les chiffres ci-dessus sont toujours des nombres pairs. De plus, l'étude morphologique des chromosomes fait apparaître qu'il existe en général dans le noyau **deux exemplaires identiques** de chaque chromosome. Les chromosomes se répartissent donc par paires et ceux d'une même paire sont dits **chromosomes homologues.** A partir de la photographie 5 (fig. 3), on peut s'exercer à des essais d'appariement mais cela avec réserves, car l'écrasement a eu pour conséquence de déformer au moins certains chromosomes.

Il existe donc dans un noyau *n* chromosomes morphologiquement différents ; comme chacun d'eux a son homologue, chaque noyau renferme **2 *n* chromosomes** ou plus précisément **« deux jeux identiques » de *n* chromosomes.** Ce nombre est appelé **diploïde ;** on lui oppose le nombre ***n*** dit **haploïde** qui caractérise le noyau des cellules reproductrices. Les gamètes, en effet, ne renferment qu'**un « jeu de chromosomes » ;** l'explication en sera donnée plus loin.

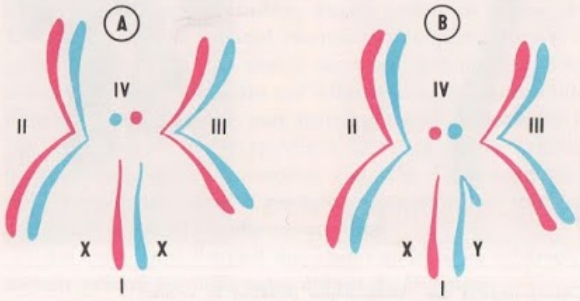


FIG. 6. - *Garniture chromosomique. de la Drosophile (2 n = 8).* A. *Drosophile femelle.* B. *Drosophile mâle.*

Il arrive fréquemment qu'une paire de chromosomes soit constituée différemment chez le mâle et la femelle de la même espèce ; ce sont les **hétérochromosomes.** Ainsi, chez la Drosophile (fig. 6), qui possède $2\,n = 8$ chromosomes, on trouve dans les deux sexes trois paires de chromosomes homologues. Chez la femelle, on peut mettre en évidence une quatrième paire de chromosomes désignés par le symbole X ; chez le mâle, un seul chromosome X doit être rapproché d'un chromosome morphologiquement différent dit chromosome Y. Les chromosomes X et Y sont liés au sexe, d'où le nom de **chromosomes sexuels** donné aux hétérochromosomes.

B - STRUCTURE ET ULTRASTRUCTURE DES CHROMOSOMES

Les chromosomes nous sont apparus comme des différenciations susceptibles de présenter des modifications importantes au cours de la vie d'une cellule : chromosomes **grêles** plus ou moins variqueux au début de la mitose (fig. 7 A), chromosomes bien **individualisés** (fig. 7 B), chromosomes **fissurés** (fig. 7 C), chromosomes **invisibles** dans le noyau au repos. Étant donné l'importance des chromosomes, la constance de leur nombre et de leur forme, l'existence de noyaux à chromosomes toujours distincts, il était difficile d'admettre la disparition des chromosomes. Des expériences minutieuses, des observations précises

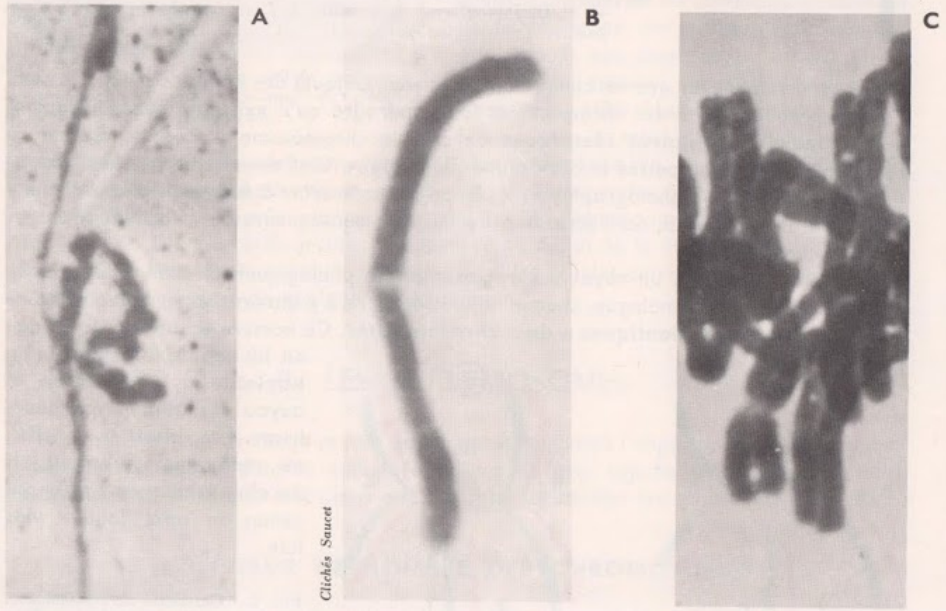


FIG. 7. - A, B, C. *Divers aspects des chromosomes pendant la mitose.*

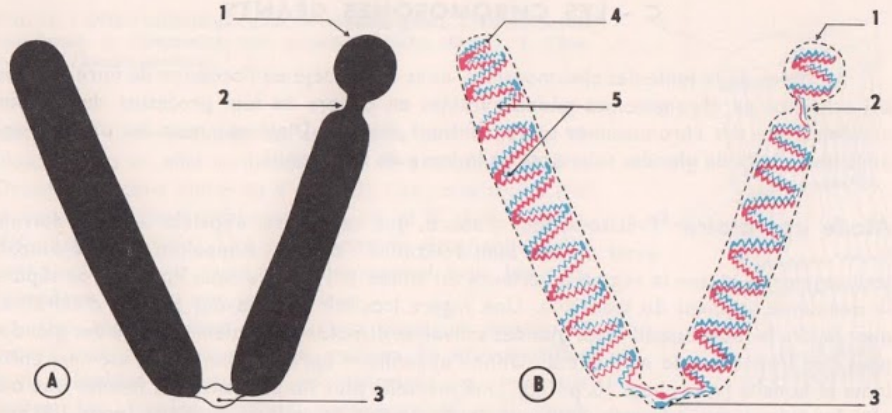


FIG. 8. - A. *Aspect d'un chromosome au début de la division cellulaire (prophase) et interprétation schématique de sa structure* (B). *En bleu et rouge, les deux chromatides, dont les tours de spires sont en réalité beaucoup plus serrés. Une chromatide peut être comparée à un long ressort à boudin qui serait lui-même enroulé en hélice.* 1. *Satellite.* 2. *Constriction secondaire.* 3. *Constriction primaire (centromère).* 4. *Première spiralisation.* 5. *Deuxième spiralisation.*

permettent d'affirmer que les chromosomes **persistent dans le noyau quiescent.** Les différents aspects présentés par les noyaux au repos et par les chromosomes eux-mêmes s'expliquent précisément par la structure des chromosomes.

La structure des chromosomes est à vrai dire mal connue. On a cherché à percer le secret en observant un chromosome quand il est sous sa forme caractéristique et en même temps simple, c'est-à-dire vers la fin de la mitose, après fissuration. C'est ainsi que l'on a pu dire qu'à ce stade un chromosome était formé d'un filament spiralé, le **chromonéma** enveloppé d'une gaine appelée **matrix** et porteur de granulations, les **chromomères.** Actuellement, on pense que chaque chromosome est constitué d'un filament de 0,2 μ de diamètre, composé de plusieurs centaines de fibrilles de 100 Å de diamètre. Ce filament, ou **chromatide,** présenterait un double enroulement hélicoïdal (fig. 8 B) qui rend compte des changements morphologiques du chromosome simplement par des réarrangements variés des spires. Avant l'apparition des premiers indices optiques de la mitose, chaque chromatide, **alors déroulée,** donne naissance à une chromatide qui lui est **identique.** Ces deux chromatides sont réunies par le centromère (voir fig. 15 ; duplication). Le chromosome devient visible quand ces deux chromatides se **spiralisent** une première fois. La première hélice **s'enroule sur elle-même,** les tours sont en contact étroit, et ce tassement donne au chromosome **son homogénéité apparente** (fig. 8). Les constrictions correspondent à des zones non spiralées. En fin de mitose, la **déspiralisation** a pour conséquence la disparition des chromosomes (fig. 15). Cette déspiralisation est le plus souvent totale, mais il existe des cas où il persiste une spiralisation localisée en des régions préférentielles ; ces points forment les **chromomères.**

Le cycle dans l'aspect des chromatides sera schématisé plus loin (fig. 15) quand nous aurons précisé les différentes étapes de la mitose.

C - LES CHROMOSOMES GÉANTS

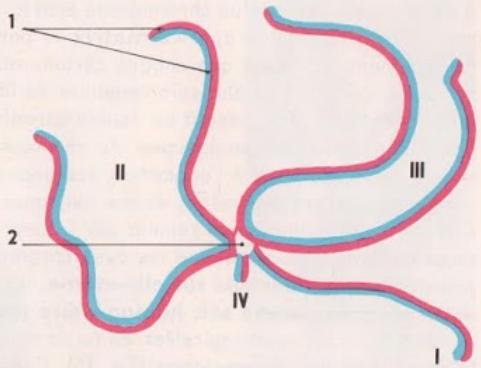
A propos de la taille des chromosomes, nous avons déjà eu l'occasion de faire allusion à l'existence de chromosomes géants, visibles en dehors de tout processus de division nucléaire. De tels chromosomes se rencontrent chez les Diptères ; nous les observerons dans les cellules de glandes salivaires de la larve de Drosophile.

Mode opératoire Précisons, tout d'abord, que ces larves, appelées asticots, doivent avoir un âge bien déterminé : 6 jours. Rappelons que les asticots sont segmentés et que la région antérieure est effilée. A l'aide de deux épingles, on sépare le deuxième segment du troisième. Une légère traction vers l'avant permet d'entraîner avec la tête le tube digestif et les glandes salivaires disposées latéralement. Une des glandes peut être traitée par la méthode de Unna-Pappenheim après fixation et écrasement entre lame et lamelle (voir chap. 10, p. 180). Une méthode plus simple consiste à monter une des glandes entre lame et lamelle dans une goutte de vert de méthyle acétique (pour 100 cm³ d'eau distillée : 1 gramme de vert de méthyle + 1 gramme d'acide acétique pur).

Observation Une glande salivaire est constituée d'un petit nombre de cellules de grande taille renfermant un noyau volumineux dans lequel apparaît un **peloton de gros filaments** (fig. 9). Les filaments, ou chromosomes, sont formés de **stries transversales** très colorées séparées par des bandes claires. Une préparation bien étalée laisse voir **six cordons** (cinq longs et un court), tous attachés à une **masse**

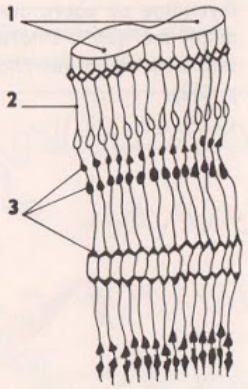
Cl. Saucet

◀ FIG. 9. - *Noyau avec chromosomes géants, glande salivaire de larve de Drosophile.*



▲ FIG. 10. - *Chromosomes géants du noyau d'une cellule de glande salivaire de Drosophile femelle, interprétation schématique. 1. Chromosomes homologues accolés. 2. Centromères fusionnés (on comparera avec la fig. 6 A, les 4 paires de chromosomes sont numérotées I, II, III, IV).*

FIG. 11. - *Détail schématique d'un chromosome géant. 1. Chromosomes homologues. 2. Chromatides non spiralées (bandes claires). 3. Chromomères (bandes sombres).*



centrale ; l'interprétation en est donnée par la figure 10. Nous savons en effet qu'il existe huit chromosomes chez la Drosophile : deux paires en V (II et III), une paire courte (IV) et une paire d'hétérochromosomes (X et Y chez le mâle, XX chez la femelle). Les deux membres de chaque paire sont **fusionnés** sur toute leur longueur et **tous les centromères** forment une seule masse.

Ces chromosomes, permanents dans le noyau au repos, sont constitués par des milliers de **chromatides non spiralées** et accolées parallèlement les unes aux autres. Les bandes sombres correspondent sans doute à des spiralisations localisées des chromatides, formant des chromomères (fig. 11).

D - COMPOSITION CHIMIQUE DES CHROMOSOMES ET SES CONSÉQUENCES

Nous savons que la **chromatine** constitue une partie importante du noyau. Elle est composée essentiellement de nucléoprotéides possédant de l'**acide désoxyribonucléique (ADN).** On a distingué, en fait, deux types de chromatine formant des segments différents mais de position constante pour un chromosome donné : l'**euchromatine** et l'**hétérochromatine.** Il existe certainement des différences chimiques, mais leur nature est mal connue.

Quoi qu'il en soit, un point important est à souligner : la teneur moyenne en ADN du noyau, si elle varie largement d'une espèce à l'autre, **est constante** pour tous les noyaux des différents tissus d'une espèce donnée, quelles que soient les conditions de nutrition de la cellule ; en dehors de toute division cellulaire, à $2n$ chromosomes correspond une quantité $2q$ ADN. Cette teneur est **réduite de moitié** dans les noyaux des cellules reproductrices de la même espèce ; à n chromosomes correspond une quantité q ADN. On ne peut manquer de rapprocher cette constatation de la **constance de la garniture chromosomique** des cellules chez un individu, et des formes **diploïde** et **haploïde** mentionnées plus haut.

Les chromosomes sont donc composés essentiellement d'ADN. Il existe en plus des protéines spéciales, les histones et les protamines, mais le taux constant de l'ADN du noyau suppose une **synthèse de cette substance** au moment de la mitose. L'analyse chimique montre que la teneur en ADN du noyau **double** peu de temps avant la division cellulaire.

Comment s'effectue cette synthèse ? Taylor a étudié ce problème en utilisant la technique des éléments marqués décrite à propos de l'étude des acides nucléiques (p. 182). Il place pendant 8 heures (durée d'une interphase, voir pages 208 et 210) des racines de Fève, par exemple, dans une solution nutritive contenant de la thymidine marquée par du tritium, isotope radio-actif de l'hydrogène. La thymidine est un nucléoside : désoxyribose + thymine (p. 181). Elle entre dans la constitution de l'ADN. Puis les racines sont lavées et placées en milieu neutre. On suit alors, par autoradiographie des chromosomes, le devenir de la

thymidine au cours des divisions cellulaires qui se produisent après le passage dans le milieu marqué. L'autoradiographie des chromosomes est observée vers la fin de la division cellulaire, alors que chaque chromosome ne possède plus qu'une chromatide (voir fig. 15, p. 212).

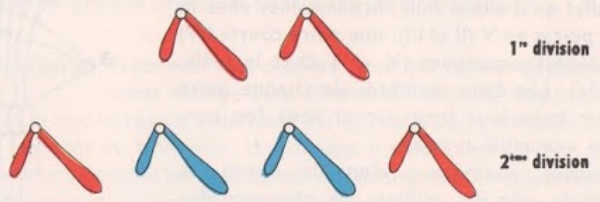


FIG. 12. - *Expérience de Taylor (voir le texte). En rouge, chromosomes radio-actifs.*

On constate les faits suivants :

— 1re division : tous les chromosomes sont radio-actifs (fig. 12).

— 2e division : un chromosome seulement sur deux est radio-actif.

La figure 12 montre le devenir d'un chromosome marqué.

La thymidine étant un constituant de l'ADN, la répartition de ce dernier corps doit s'effectuer parallèlement à la répartition des chromosomes.

La structure hélicoïdale de la molécule d'ADN, faite de **deux hélices complémentaires,** permet d'expliquer le phénomène. Chaque hélice peut agir comme un **moule** sur lequel l'hélice complémentaire est susceptible de s'édifier (voir pages 361 et suivantes). La figure 11 (p. 363) montre bien que les deux molécules filles d'ADN sont identiques à la molécule mère : il y a une véritable **autocopie,** ou **duplication,** de la molécule d'ADN. L'enchaînement des motifs sera rigoureusement le même dans les deux molécules filles.

La duplication de l'ADN est due à l'action d'un système enzymatique. Schématiquement, disons qu'une enzyme assurerait le dédoublement des hélices de la molécule d'ADN « à la façon d'un curseur de fermeture éclair » ; une autre enzyme interviendrait alors dans la synthèse simultanée des deux hélices manquant pour la constitution de deux doubles hélices.

La figure 13 nous montre comment on doit interpréter l'expérience de Taylor à l'échelle des molécules d'ADN. Au cours de la duplication en milieu contenant de la thymidine marquée, les hélices complémentaires qui se forment (en rouge sur la figure) sont radio-actives, car elles possèdent de la thymidine marquée. Il en résulte deux molécules radio-actives qui entrent chacune dans la constitution d'un des deux chromosomes fils (voir fig. 12, 1re division).

Lors de la seconde duplication, en milieu neutre, deux molécules sur quatre hériteront chacune d'une hélice radio-active. On comprend donc pourquoi seulement deux chromosomes sur quatre sont radio-actifs à la fin de cette seconde division. Il y a parallélisme entre la duplication de l'ADN et la formation de nouveaux chromosomes.

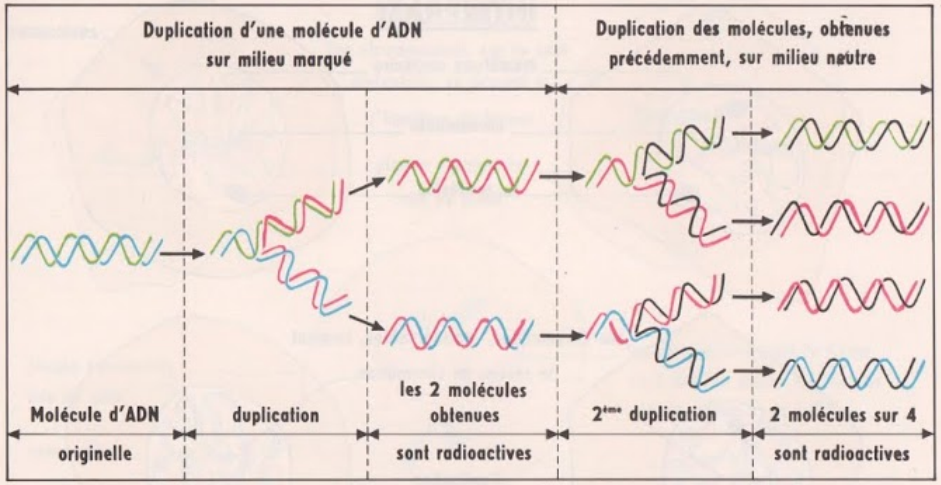


FIG. 13. - *Interprétation de l'expérience de Taylor prouvant l'autoreproduction de l'ADN (en rouge, hélices marquées ; en noir, nouvelles hélices non marquées ; en vert et bleu, hélices originelles).*

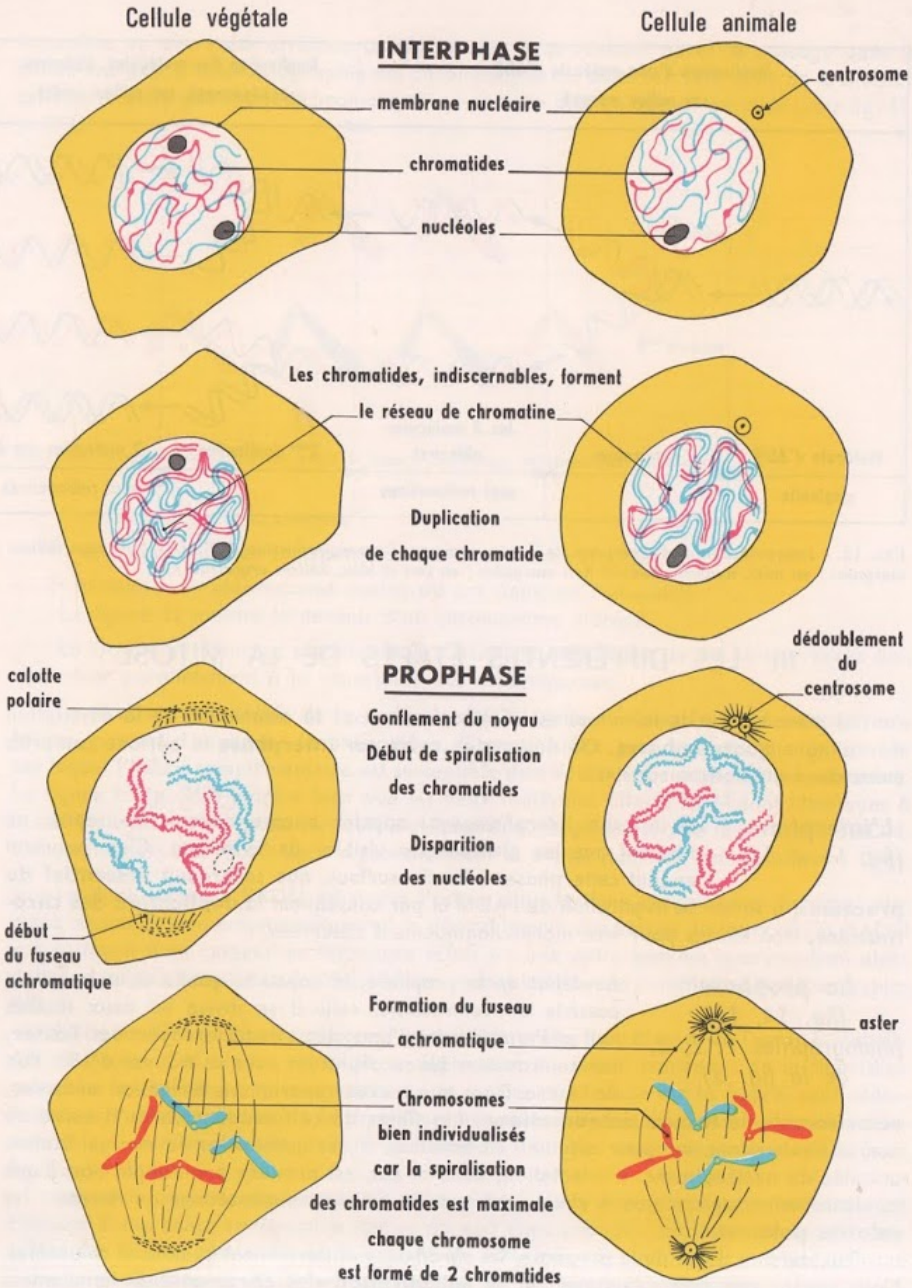
III. LES DIFFÉRENTES ÉTAPES DE LA MITOSE

Le déroulement de la mitose est continu, mais pour la commodité de la description on distingue **quatre phases.** On désigne en outre par **interphase** la période comprise entre deux divisions successives.

L'interphase *(fig. 14 et 15)* Les noyaux interphasiques, appelés encore noyaux au repos, ne montrent pas les phénomènes visibles de la mitose. C'est pourtant pendant cette phase, à la fin surtout, que se produit l'**essentiel du processus,** à savoir la duplication de l'ADN et par conséquent la **duplication des chromatides,** trop étirées pour être morphologiquement observées.

La prophase *(fig. 14, 15, photographies 1, 2, 3, de la fig. 3)* Au début de la prophase, le noyau se gonfle et, si la cellule possède un centrosome, celui-ci se divise en deux moitiés tout en s'enrichissant d'un système de fibres rayonnées, l'**aster.** Les centrosomes fils se déplacent pour se trouver à 180° l'un de l'autre. Dans tous les cas apparaît une formation en fuseau, peu colorable, le **fuseau achromatique.** Les fibres de ce fuseau, selon qu'il existe ou non un centrosome, ont pour origine l'étirement de fibres astériennes ou une gélification orientée du nucléoplasme. L'orientation, dans ce cas, est présidée par l'apparition d'une condensation cytoplasmique à chaque pôle de la cellule, condensations qui forment les **calottes polaires.**

Toujours au début de la prophase, les chromosomes deviennent fixables et colorables. Nous savons que cela s'explique par la **spiralisation des chromatides.** Initialement



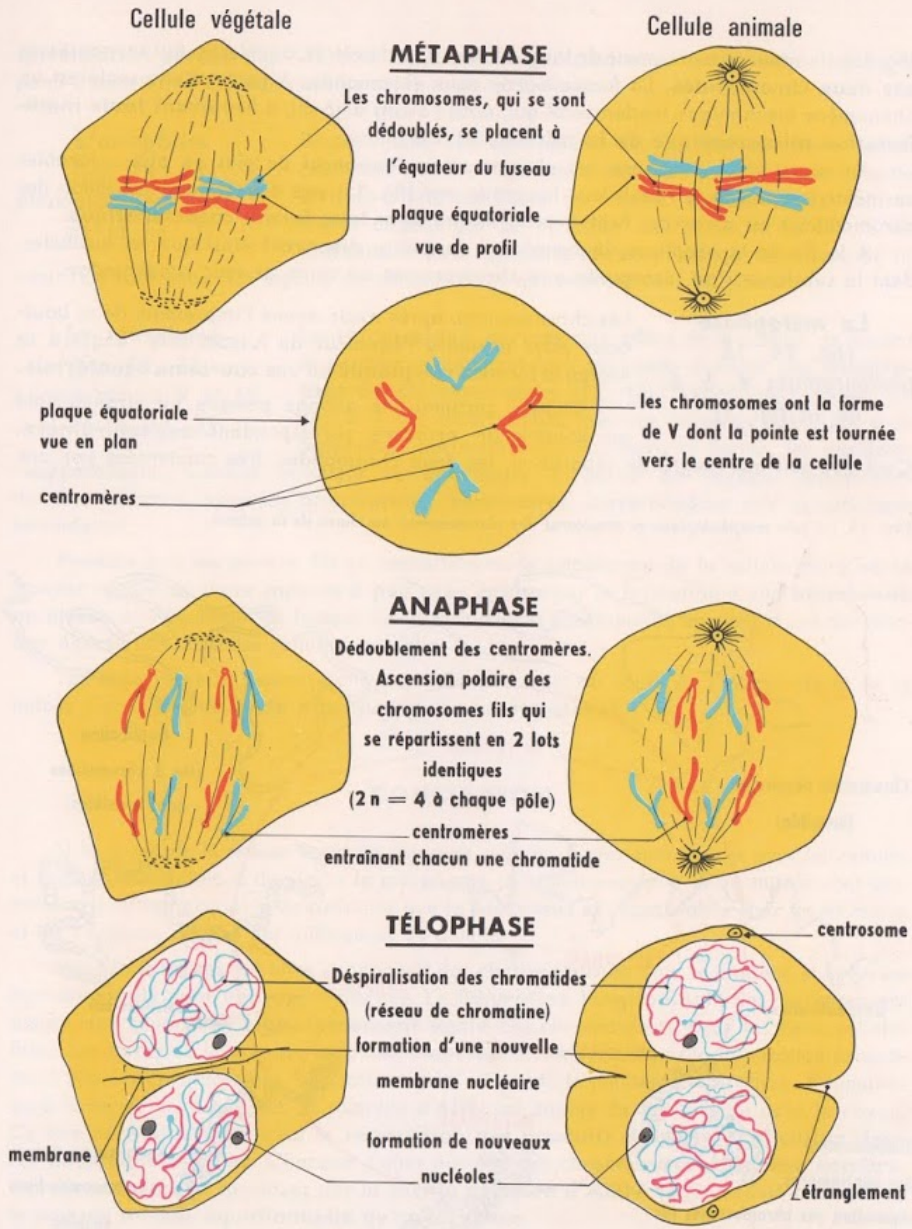


FIG. 14. - *Comparaison schématique des étapes de la mitose des cellules végétale et animale ; les chromosomes homologues (ici 2 n = 4) ont la même couleur, leur structure au cours des différentes phases est représentée à part (voir fig. 14).*

(fig. 15), ils apparaissent comme de longs filaments enchevêtrés, doubles en fait car constitués par **deux chromatides.** La formation de deux chromatides à partir d'une seule est un phénomène biochimique fondamental qui, nous l'avons déjà dit, a lieu **avant toute manifestation microscopique de la mitose,** à l'interphase.

Au cours de la prophase, les chromosomes deviennent de plus en plus colorables en même temps que se réduit leur longueur, car (fig. 15) une deuxième spiralisation des chromatides s'est amorcée. Petit à petit, ils prennent **leur forme caractéristique.**

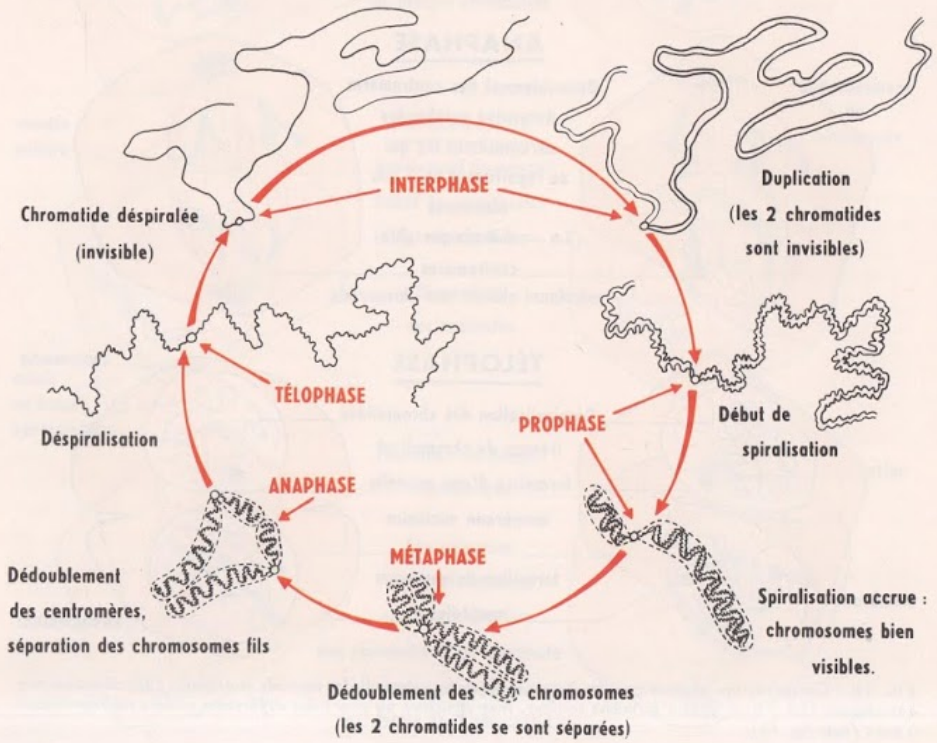
A la fin de la prophase, la membrane nucléaire **disparaît** ainsi que les nucléoles, dont la substance s'est incorporée aux chromosomes au cours de leur condensation.

La métaphase *(fig. 14, 15 photographies 4, 5, 6, de la fig. 3)*

Les chromosomes, après avoir donné l'impression de se bousculer pour atteindre l'équateur du fuseau, sont rangés à ce niveau et forment une **plaque** ou une **couronne équatoriale.**

Chaque chromosome allongé possède un étranglement ou constriction primaire correspondant au **centromère.** Quel que soit leur degré de séparation, les deux chromatides, très condensées par une

FIG. 15. - *Cycle morphologique et structural des chromosomes au cours de la mitose.*



spiralisation serrée (fig. 15), sont unies par le centromère qui est en même temps le point d'insertion d'un chromosome sur une fibre du fuseau.

L'anaphase *(fig. 14, 15, photographies 7 et 8, de la fig. 3)*

Brusquement, les centromères se divisent en même temps pour tous les chromosomes, et les deux moitiés issues de cette division s'écartent l'une de l'autre. Les nouveaux centromères **cheminent** en direction des pôles de la cellule en **entraînant avec eux une chromatide** qui se sépare de sa sœur. Ce sont deux lots **égaux** de chromosomes qui migrent vers les pôles.

La télophase *(fig. 14, 15, photographies 9 et 10, de la fig. 3)*

Les chromosomes, **arrivés aux pôles** de la cellule, se tassent et perdent rapidement leur silhouette distincte par **déspiralisation** des chromatides (fig. 15). Approximativement, on assiste à des modifications inverses de celles observées à la prophase. Une membrane nucléaire se forme, les nucléoles réapparaissent. Ceux-ci semblent se développer à partir de régions déterminées de chromosomes, appelées organisateurs nucléolaires, correspondant aux constrictions secondaires.

Pendant que les noyaux fils se reconstituent, le cytoplasme de la cellule mère va se trouver réparti en **deux masses à peu près égales** par la formation d'une **membrane** au niveau de l'équateur du fuseau. Cette formation s'accompagne souvent d'une constriction équatoriale dans les cellules animales.

Les chromosomes passent donc par différents états au cours de l'interphase et de la mitose : on parle de **cycle morphologique et structural.**

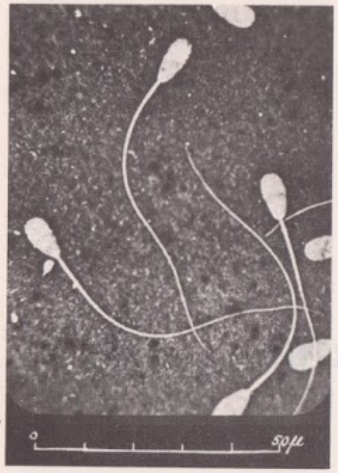
CONCLUSION

Si la durée de la mitose varie de quelques minutes à plusieurs heures avec les cellules et avec leurs conditions de vie, si le mécanisme et le déterminisme de la mitose sont mal connus, il est remarquable de constater que le **processus est semblable** chez les Animaux et les Végétaux malgré des différences de détail.

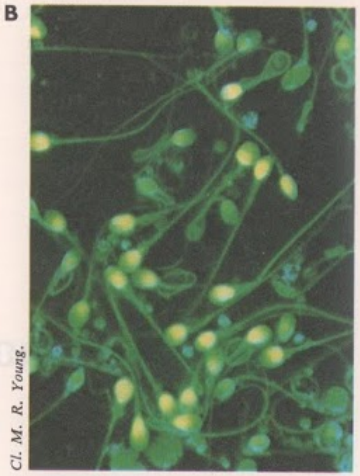
Dans tous les cas, en effet, il apparaît des **chromosomes** dont le nombre et la forme sont **constants** pour une espèce donnée. La **fissuration longitudinale** des chromosomes assure une répartition **rigoureusement égale** des chromosomes dans les deux cellules filles. Les stades de la division cellulaire observés ne comportent pas la duplication proprement dite des chromosomes, duplication qui s'est produite pendant l'interphase. Rappelons qu'à la fin de cette période, la quantité d'ADN est double de la normale dans le noyau. Ce que nous observons, c'est la **répartition des produits de cette duplication dans les deux cellules filles.** Chacune d'elles possède des chromosomes en **même nombre,** de **même forme** et constitués par la **même quantité d'ADN** que la cellule mère ; d'où le nom de **mitose équationnelle** qu'on lui donne.

TROISIÈME PARTIE

QUELQUES ASPECTS DE LA REPRODUCTION DES ÊTRES VIVANTS



Cl. Laporte-Nublat



Cl. M. R. Young.

FIG. 1. - A. *Spermatozoïdes de Taureau.* B. *Spermatozoïdes humains photographiés en fluorescence. La fluorescence est due à l'ADN du noyau.* C. *Oosphères de Fucus.*

Cl. Vallin

LE PROBLÈME DE LA FÉCONDATION

Nous avons dit en introduction au chapitre de Biologie cellulaire (chap. 11) qu'il est difficile actuellement de donner une définition précise de la vie. Un critère fondamental sépare toutefois le monde vivant du monde inanimé : ***la reproduction.*** *Ce phénomène assure la pérennité de l'espèce soit d'une manière simple, tel le cas de la* ***reproduction asexuée*** *(chap. 16), soit d'une manière plus complexe, tel le cas de la* ***reproduction sexuée.*** *Ce dernier mode implique la* ***fécondation.***

Il existe, dans le règne végétal comme dans le règne animal, des individus sexués de trois sortes : des mâles, des femelles, des individus hermaphrodites, c'est-à-dire à la fois mâle et femelle. En dehors de quelques très rares cas accidentels, dans une même espèce, tous les individus sont unisexués, mâle ou femelle, ou tous sont hermaphrodites. Citons quelques exemples de ce dernier cas : le Ver de terre, l'Escargot, la plupart des plantes à fleurs.

Les individus sexués produisent des cellules sexuelles ou ***gamètes :*** *gamètes mâles ou* ***spermatozoïdes*** *(1), gamètes femelles, appelés* ***oosphères*** *chez les Végétaux et* ***ovules*** *chez les Animaux. L'union d'un gamète mâle et d'un gamète femelle constitue la* ***fécondation.*** *Cette union donne naissance à un* ***œuf,*** *ou zygote, point de départ d'un nouvel individu. Nous décrirons les gamètes et la fécondation dans les deux règnes ; nous serons alors devant un problème qui trouvera sa solution dans l'étude de la formation des gamètes, phénomène dont la portée est considérable.*

(1) Pendant longtemps, on a appelé anthérozoïdes les cellules sexuelles mâles des Végétaux et spermatozoïdes les cellules sexuelles mâles des Animaux. Actuellement, dans les deux règnes, on parle de spermatozoïdes.

I. DESCRIPTION DES GAMÈTES

A - CHEZ LES ANIMAUX

Chez les Animaux, les gamètes sont produits par les glandes génitales ou gonades : **testicules** pour le mâle, **ovaires** pour la femelle.

Chez les Mammifères L'appareil reproducteur des Mammifères sera étudié dans le prochain chapitre ; nous n'envisagerons ici que les gamètes.

1° Les spermatozoïdes.

Pour observer des spermatozoïdes vivants, on a toujours la possibilité de sacrifier un mâle de Souris, de Rat ou de Cobaye, de manière à prélever un testicule que l'on dilacère dans une solution saline à 8 pour 1 000. Le liquide obtenu est observé au microscope entre lame et lamelle. Nous décrirons des spermatozoïdes de Taureau, qu'il est très facile de se procurer puisque ces cellules sont stockées dans des tubes, des « paillettes », en vue de l'insémination artificielle *. Les tubes seront maintenus à une température voisine de 5° jusqu'au moment de faire les préparations.

Sur une préparation (fig. 1 A), on observe des cellules mobiles, allongées en forme de têtard, présentant trois parties (fig. 2) :

— **la tête** (8 μ de long, 4 μ de large, 1 μ d'épaisseur) ;
— **la pièce intermédiaire** (10 μ de long, 1,5 μ de diamètre) ;
— **la queue** (50 μ de long, 0,5 μ de diamètre).

* Sitôt après le prélèvement, les spermatozoïdes sont placés dans un milieu convenable, puis les récipients qui les contiennent sont plongés dans de l'azote liquide, c'est-à-dire à la température de — 195°. A cette température très basse, les mouvements des spermatozoïdes sont totalement supprimés et le métabolisme cellulaire est considéré comme nul. Dans ces conditions, les spermatozoïdes peuvent être maintenus en vie pendant plus de 10 ans, ce qui permet, avant de les utiliser pour la fécondation de nombreuses Vaches, de vérifier les qualités des descendants du Taureau.

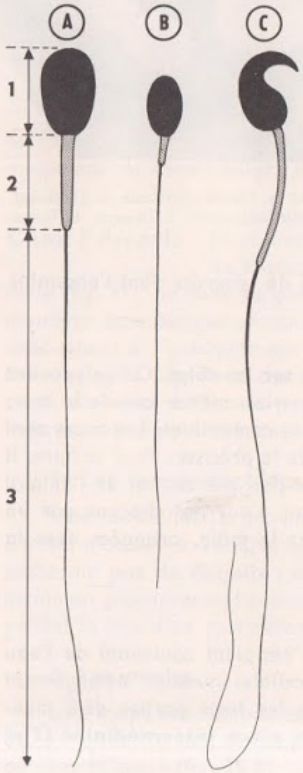


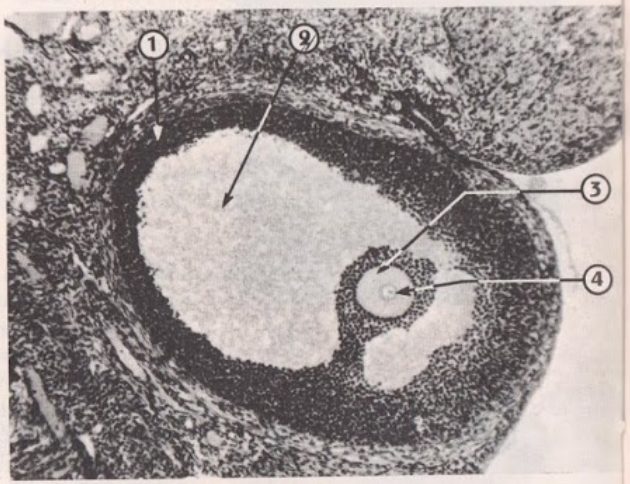
FIG. 2. - *Silhouette de quelques spermatozoïdes flagellés :* A. *Taureau.* B. *Homme.* C. *Souris.* 1. *Tête.* 2. *Pièce intermédiaire.* 3. *Flagelle.*

Nous retrouvons les mêmes parties, qu'il s'agisse d'un spermatozoïde humain (fig. 2 B) ou d'un spermatozoïde de Souris (fig. 2 C). Remarquons que la taille des spermatozoïdes n'a rien à voir avec la taille de l'individu ; chez la Baleine, par exemple, ils mesurent 40 μ de long alors qu'ils ont 125 μ chez la Souris.

2° Les ovules.

Chez les Mammifères, il est très difficile d'observer des ovules à l'état libre. Les ovules prennent naissance dans les ovaires et achèvent leur maturation après leur émission et même après la pénétration des spermatozoïdes. Nous décrirons un stade antérieur, appelé **ovocyte,** qui ressemble beaucoup à l'ovule.

Observons une coupe pratiquée dans un ovaire de Chatte (fig. 3). L'ovocyte correspond à la grosse cellule centrale, visible dans le follicule de De Graaf (p. 247, chapitre suivant). Cette cellule, qui mesure 120 à 130 μ de diamètre, est dépourvue d'organite locomoteur ; le noyau est volumineux et entouré d'un **cytoplasme dense,** gonflé de réserves dont l'ensemble constitue le **vitellus.**



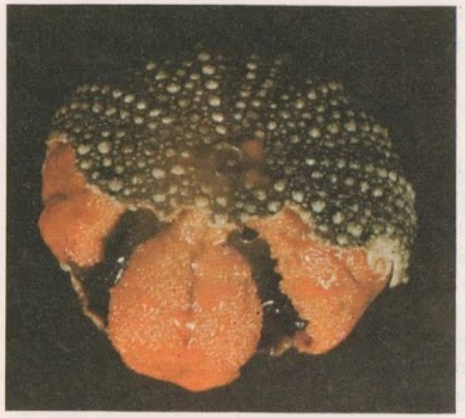
Cl. Sauret

FIG. 3. - *Coupe dans un ovaire de Chatte : follicule de De Graaf. 1. Cellules folliculaires. 2. Cavité folliculaire. 3. Ovocyte. 4. Noyau de l'ovocyte (× 60).*

Chez l'Oursin L'Oursin est un Invertébré très commun sur les côtes. On se procure facilement des Oursins dans les poissonneries, même loin de la mer, car ces animaux sont recherchés pour leurs glandes génitales comestibles. Les sexes sont séparés, mais il n'est pas toujours possible extérieurement de le préciser. Pour le faire, il faut regarder la couleur des gonades qui sont mises à jour par une section de l'animal suivant le plan équatorial. Ces glandes, au nombre de cinq, s'ouvrent chacune par un pore, au pôle anal (fig. 19 A) ; elles sont blanchâtres chez le mâle, orangées chez la femelle (fig. 4).

1° Les spermatozoïdes.

Une glande génitale blanchâtre est dilacérée dans un récipient contenant de l'eau de mer. Une goutte observée au microscope montre des cellules mobiles, étrangement semblables aux spermatozoïdes de Taureau. On retrouve les trois parties déjà mentionnées (fig. 19 D) : la **tête** ovoïde, qui mesure 5 à 6 μ, la **pièce intermédiaire** (3 μ) et le **flagelle** (50 μ).



Cl. Andreb

FIG. 4. - *Oursin femelle ouvert. On voit trois des cinq glandes génitales femelles (couleur orangée).*

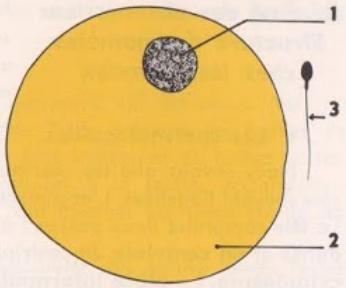


FIG. 5. - *Ovule et spermatozoïde d'Oursin. 1. Noyau de l'ovule. 2. Cytoplasme. 3. Spermatozoïde.*

2° Les ovules.

Ce sont, dans ce cas, de véritables ovules qui sont pondus à maturité. L'ovule (fig. 5) est une **grosse cellule arrondie** de 100 μ de diamètre, entourée d'une gangue muqueuse ; le noyau baigne dans le cytoplasme riche en vitellus.

Chez l'Ascaris Nous avons déjà eu l'occasion de décrire l'Ascaris du Cheval (p. 202, du chapitre précédent). Les appareils génitaux sont simples : chez le mâle (fig. 21), un tube de petit calibre, appelé tube séminifère ou testicule, augmente de diamètre pour former un conduit, le spermiducte, qui s'élargit en une vésicule séminale débouchant à l'extérieur par l'orifice cloacal garni de deux spicules copulateurs ; chez la femelle (fig. 25), deux ovaires en forme de tubes très fins se renflent légèrement pour constituer deux oviductes, puis deux utérus qui se réunissent sur la ligne médiane ventrale en un vagin s'ouvrant à l'orifice génital situé au tiers antérieur du corps.

1° Les spermatozoïdes.

Une coupe faite à proximité de « e » (fig. 21), partie terminale du tube séminifère, permet d'observer des spermatozoïdes. Ceux-ci, à la différence de ceux déjà décrits, ne possèdent **pas de flagelle ;** ils sont cependant mobiles par mouvements amiboïdes. Leur forme est grossièrement conique (fig. 25 B) ; par la taille (une dizaine de microns), ils rappellent la tête d'un spermatozoïde flagellé.

2° Les ovules.

Une coupe faite un peu en amont de « a » (fig. 25 A) montre, non pas des ovules, mais des ovocytes. Ce sont de grosses cellules semblables à celles décrites chez les Mammifères ou chez l'Oursin (fig. 25 B).

Résumé des observations Structure des gamètes chez les Animaux

Nous n'avons donné, jusqu'à présent, que des « silhouettes » de gamètes. La structure de ces cellules a pu être précisée grâce à différentes techniques de coloration.

1° Les spermatozoïdes.

Nous savons que les spermatozoïdes sont des cellules de petite taille, **mobiles,** le plus souvent flagellées. L'organisation de cette cellule est actuellement bien connue (fig. 6). La tête comprend deux parties : à l'avant, une coiffe, **l'acrosome,** en arrière, **un noyau dense** et **un centriole** dit centriole proximal ; le tout est entouré d'une **mince gaine de cytoplasme.** La **pièce intermédiaire** est limitée à l'avant par un centriole, dit centriole distal ; de ce centriole part le **flagelle,** qui est garni d'une hélice provenant de la condensation des **mitochondries** du cytoplasme. Cette hélice s'étend jusqu'à un anneau qui marque la fin de la pièce intermédiaire. Dans la **queue,** on peut distinguer deux parties ; en effet, sur ses deux tiers antérieurs, le flagelle est enveloppé d'une mince couche de cytoplasme alors qu'il est nu dans le dernier tiers.

2° Les ovules.

La structure de l'ovule est beaucoup plus simple que celle du spermatozoïde ; c'est une **grosse cellule immobile** (fig. 3, 5, etc.). Chez les Bovidés, par exemple, l'ovule représente une masse 400 000 fois plus grande que celle du spermatozoïde. La différence de taille entre les gamètes vient du fait que l'ovule possède des **réserves cytoplasmiques** alors que le spermatozoïde en a très peu.

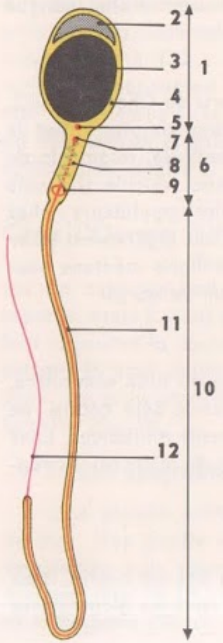


FIG. 6. - *Structure d'un spermatozoïde.* 1. *Tête.* 2. *Acrosome.* 3. *Noyau.* 4. *Cytoplasme.* 5. *Centriole proximal.* 6. *Pièce intermédiaire.* 7. *Centriole distal.* 8. *Mitochondries.* 9. *Anneau.* 10. *Flagelle.* 11. *Partie principale.* 12. *Partie terminale.*

B - CHEZ LES VÉGÉTAUX

Nous retrouverons chez les Végétaux deux types de gamètes : les gamètes mâles, ou **spermatozoïdes,** libérés par des anthéridies ou inclus dans le tube émis par les grains de pollen ; les gamètes femelles, ou **oosphères,** libérés par des oogones ou contenus dans des organes appelés archégones ou ovules suivant les cas.

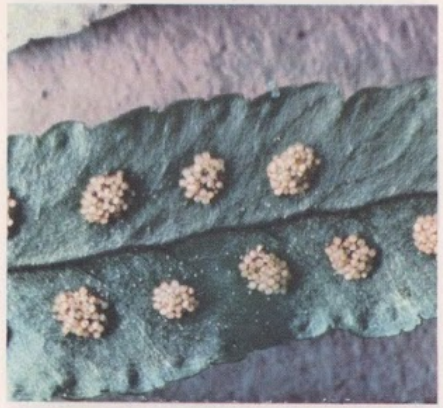
Chez les plantes à fleurs Dans un prochain chapitre (chap. 15), nous aurons l'occasion d'étudier en détail la reproduction de ces Végétaux. Nous pouvons déjà retenir deux points essentiels :

— **Deux spermatozoïdes** se forment à partir du noyau reproducteur d'un grain de pollen ; chaque spermatozoïde est représenté par un **noyau.** Les deux noyaux sont véhiculés par le tube pollinique émis par le grain de pollen ;

— **L'oosphère,** ou gamète femelle, est une cellule d'un ensemble cellulaire complexe appelé ovule, ce dernier étant enfermé dans l'ovaire.

Chez une Fougère, le Polypode Le Polypode est une plante commune sur les vieux murs ou en forêt au pied des souches. Il se présente en touffes de feuilles lobées, garnies à leur face inférieure de taches vertes, jaunes, orangées ou brunes (fig. 7). Ces taches, examinées à la loupe, apparaissent formées de petits sacs, les **sporanges** (fig. 8 et 29 B), qui libèrent des petits grains, les **spores.**

Au voisinage des touffes de Polypode, on peut découvrir des petites lames vertes ayant moins de 1 cm de long (fig. 9). Ce sont des **prothalles.** Ces prothalles, issus des spores, **produisent les gamètes.** Il est possible d'obtenir des prothalles en semant des spores sur de la tourbe stérilisée et maintenue humide. Un prothalle observé

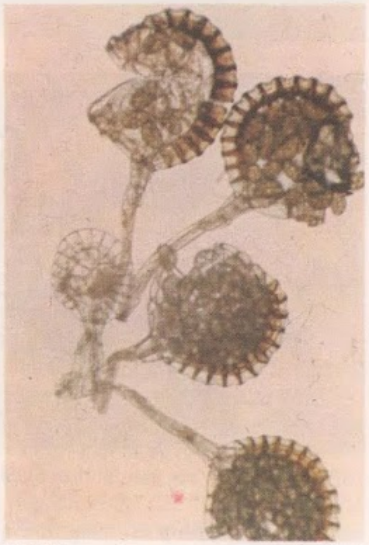


× 5 Cl. Vallin

◀ FIG. 7. - *Groupes de sporanges sur la face inférieure d'une feuille de Polypode.*

× 6 Cl. Vallin

FIG. 8. - *Sporanges de Polypode. A l'intérieur, on distingue les spores.*



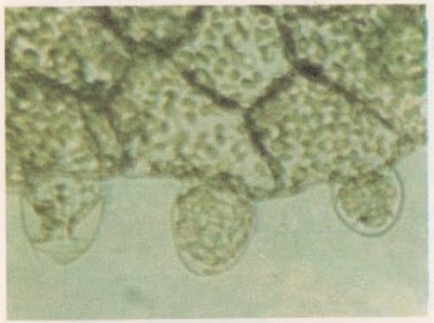
Cl. Vallin × 90

◀ FIG. 9. - *Prothalle.*

au microscope sur sa face inférieure (fig. 29 C) permet de voir des filaments, ou rhizoïdes, et des organes reproducteurs de deux sortes : les uns, sphériques, sont les **anthéridies** (fig. 10), les autres, formant extérieurement un tube qui s'élargit dans l'épaisseur du prothalle, sont les **archégones** (fig. 12).

1° Les spermatozoïdes.

Les anthéridies, véritables petits sacs à paroi mince (fig. 29 D), laissent voir par transparence des corpuscules qui seront libérés par éclatement. Ces corpuscules de quelques microns, immobiles à l'émission, semblent se dérouler dans une goutte d'eau et sont alors mobiles. Il s'agit de **spermatozoïdes** formés essentiellement **d'un noyau spiralé** muni d'une touffe de **cils** à une extrémité (fig. 11). A l'autre extrémité, une gouttelette représente le **cytoplasme** (fig. 29 E).



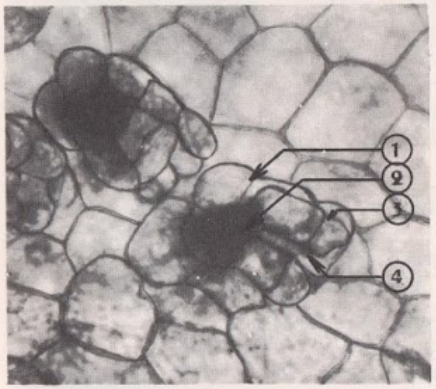
Cl. Vallin

X 400

◀ Fig. 10. - *Trois anthéridies sur la face inférieure d'un prothalle.*

X 1 700 Cl. Vallin

Fig. 11. - *Un spermatozoïde de Polypode observé à un très fort grossissement. On peut voir le cytoplasme, le noyau et la touffe de cils.*



X 1 700

Cl. Vallin

◀ Fig. 12. - *Un archégone.* 1. *Ventre.* 2. *Gamète femelle ou oosphère.* 3. *Col creusé d'un canal* (4).

2° Les oosphères.

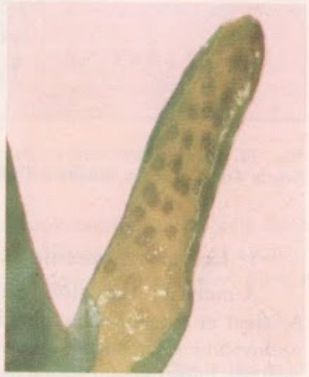
La partie élargie du tube de l'archégone abrite **une cellule arrondie,** beaucoup plus grosse qu'un spermatozoïde ; c'est le gamète femelle ou **oosphère** (fig. 12-2 et 29 F).

X 1/2

Cl. P. Gauroy

◀ Fig. 13. - *Fucus vésiculeux.* 1. *Renflement reproducteur.* 2. *Flotteur.*

X 2,5 environ



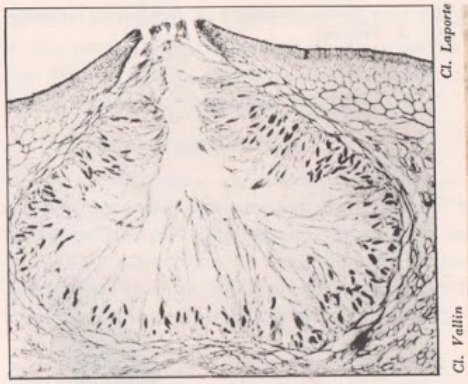
Cl. Vallin

Fig. 14. - *Coupe dans un renflement reproducteur. On distingue les conceptacles.*

Chez le Fucus vésiculeux Le Fucus vésiculeux est une Algue brune très commune qui vit fixée sur les rochers par des crampons, rochers découverts à marée basse. On peut se procurer le Fucus sur les marchés loin de la mer, car il est utilisé avec d'autres Algues pour emballer les « fruits de mer ».

Le Fucus se présente comme une lame plate, ramifiée, parcourue d'un épaississement rappelant une nervure et parsemée de renflements remplis de gaz, les flotteurs (fig. 13-2).

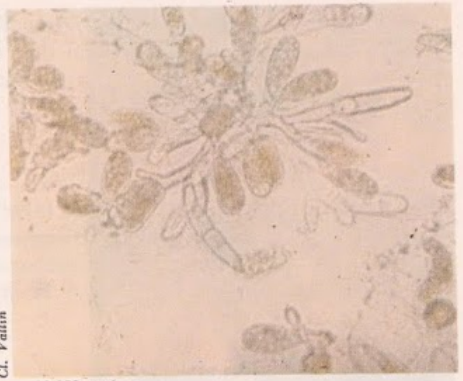
En hiver, certaines ramifications sont renflées à leur extrémité ; les renflements sont criblés d'orifices minuscules et colorés par une gelée orangée ou brun vert, suivant les pieds. Une coupe pratiquée dans une partie renflée et observée à la loupe montre des cavités périphériques d'un demi-millimètre de diamètre (fig. 14). Chaque cavité, ou **conceptacle,** s'ouvre à l'extérieur par un orifice (fig. 15 et 17). Si la coupe a été faite dans un renflement orangé, on remarque que le conceptacle est tapissé de **poils ramifiés** portant latéralement des petits sacs, les **anthéridies** (fig. 16 et 20 C). Si la coupe a été faite dans un renflement vert brun, le conceptacle apparaît garni de **poils non ramifiés** entre lesquels sont disséminés de gros sacs ovoïdes, les **oogones,** fixés à la paroi du conceptacle par un pied très court (fig. 18 et 20 D).



Cl. Laporte

Cl. Vallin

FIG. 15. - *Conceptacle mâle vu en coupe. On distingue l'orifice et les bouquets d'anthéridies.*

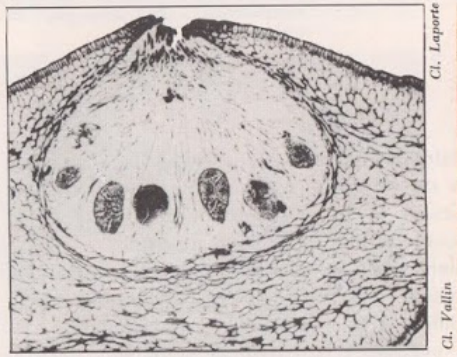


X 250 environ

FIG. 16. - *Un bouquet d'anthéridies. Chaque anthéridie contient 64 spermatozoïdes.*

1° Les spermatozoïdes.

A maturité, les anthéridies, libérées dans l'eau de mer par l'orifice d'un conceptacle, éclatent et laissent échapper des petits corpuscules mobiles, les **spermatozoïdes** (64 par anthéridie). Chacun ressemble à une petite poire de 5 μ de long qui abrite **un noyau** et possède latéralement **deux flagelles** (fig. 20 C).



Cl. Laporte

Cl. Vallin

FIG. 17. - *Conceptacle femelle vu en coupe. On distingue les oogones.*

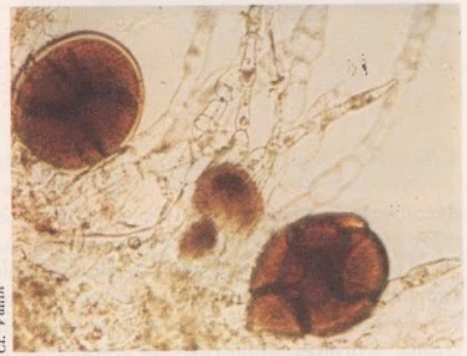


FIG. 18. - *Oogones de Fucus. A l'intérieur de celui de droite, on voit les oosphères serrées les unes contre les autres.*

2° Les oosphères.

Comme les anthéridies, les oogones sortent par les orifices des conceptacles après le déchirement d'une membrane solidaire du pied. Deux membranes vont se rompre dans

l'eau et huit grosses cellules, mesurant 100 μ de diamètre, sont ainsi libérées. Ces cellules, ou **oosphères,** sont constituées par un **noyau** et un **cytoplasme abondant,** coloré en vert brun par des plastes et **chargé de réserves** (fig. 1 C et 20 D).

Résumé des observations sur les gamètes des Végétaux

Comme chez les Animaux, les spermatozoïdes sont de **petite taille** (quelques microns) et formés presque exclusivement d'**un noyau.** Ils sont par ailleurs **mobiles** grâce à des cils, des flagelles, ou sont véhiculés par un tube pollinique.

Les oosphères sont de **grosses cellules** par rapport aux spermatozoïdes, car riches en **réserves.** Elles ne possèdent **pas de mouvement propre.**

II. LA FÉCONDATION

A - LES ÉTAPES DE LA FÉCONDATION

Pour suivre les étapes de la fécondation, nous choisirons deux exemples, l'un pris dans le règne animal (Oursin), l'autre dans le règne végétal (Fucus). Dans les deux cas choisis, la fécondation a lieu dans le milieu extérieur, en l'occurrence dans l'eau de mer, ce qui rend l'observation plus facile.

Chez l'Oursin Sur une lame de verre, on mélange une goutte d'eau de mer renfermant des spermatozoïdes et une goutte d'eau de mer renfermant des ovules.

1° Attraction des spermatozoïdes.

Quand les spermatozoïdes sont mis en présence des ovules, ils se déplacent **activement,** « bousculent » les ovules et pénètrent en grand nombre dans la gangue muqueuse (fig. 19 E).

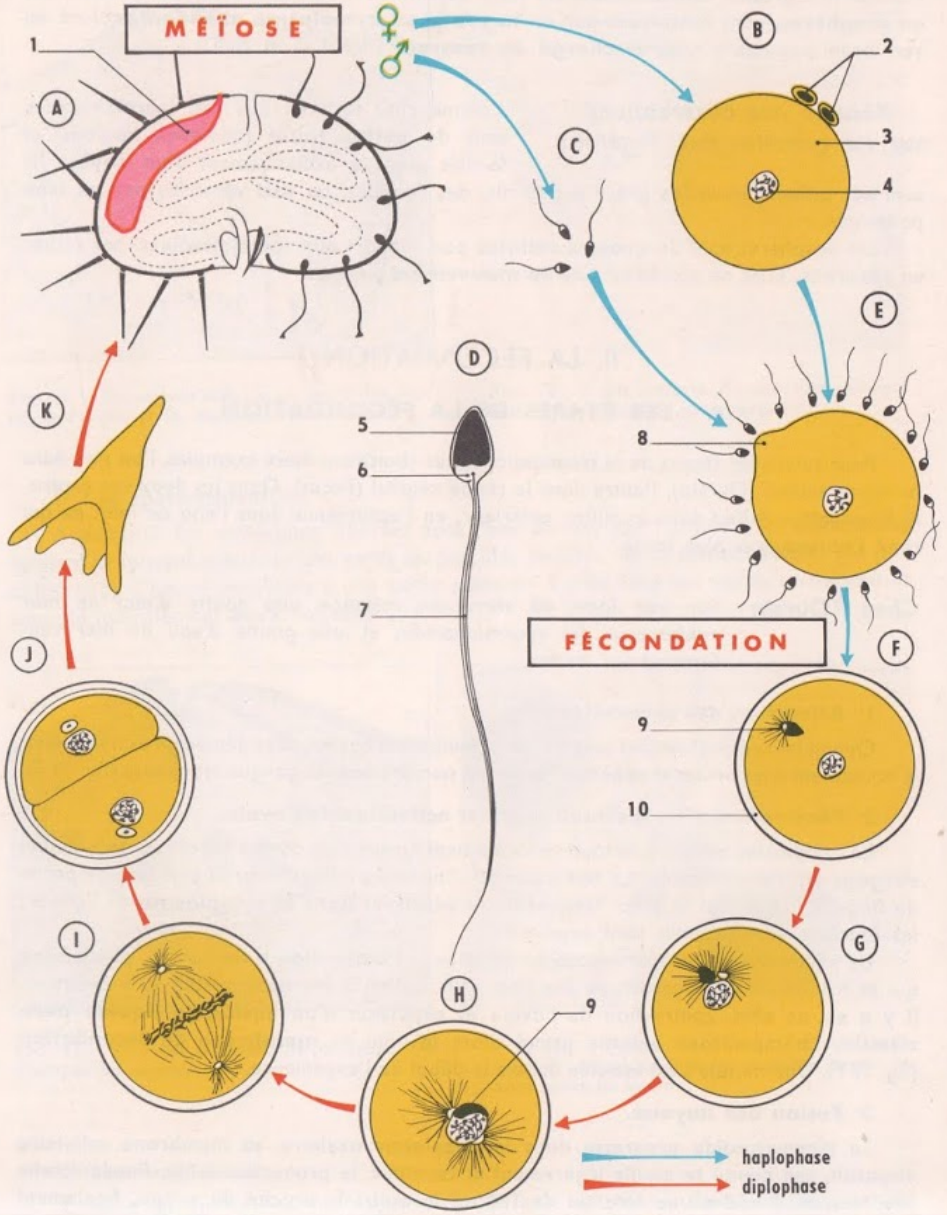
2° Pénétration d'un spermatozoïde et activation de l'ovule.

Le cytoplasme ovulaire se soulève localement formant un cône d'attraction dans lequel s'engage **un** spermatozoïde. La rétraction du cône laisse à l'extérieur la plus grande partie du flagelle. La tête et la pièce intermédiaire pénètrent **dans le cytoplasme** de l'ovule ; les autres spermatozoïdes sont repoussés.

La pénétration d'un spermatozoïde entraîne **« l'activation »** de l'ovule, phénomène qui se traduit sous le microscope par l'apparition d'un liséré opaque sous la membrane. Il y a eu, en effet, contraction de l'ovule et expulsion d'un liquide, **le liquide périvitellin.** La membrane externe prend alors le nom de **membrane de fécondation** (fig. 19 F). Une minute s'est écoulée depuis le début de l'expérience.

3° Fusion des noyaux.

Le spermatozoïde progresse dans le cytoplasme ovulaire, sa membrane cellulaire disparaît, son noyau se gonfle légèrement et constitue le pronucléus mâle. Pendant cette progression, il opère une rotation de 180° et le centriole proche du noyau, finalement dirigé vers le centre de l'ovule, s'entoure de filaments astériens (fig. 19 G).



Le noyau de l'ovule, appelé par analogie pronucléus femelle, va à la rencontre du pronucléus mâle. L'aster se dédouble et les deux asters ainsi formés s'écartent tandis que les deux pronucléus s'affrontent. **Les deux noyaux fusionnent ;** la formation commune constitue le **noyau de fécondation** (fig. 19 H). L'ovule est devenu un **œuf** ou zygote. Les chromosomes, jusqu'à présent invisibles, apparaissent tandis que se forme un fuseau achromatique entre les deux asters. On assiste à la prophase de la première mitose de **segmentation** qui se prolonge par les stades métaphase (fig. 19 I), anaphase et télophase (fig. 19 J). La première division est achevée une heure environ après l'insémination, les mitoses se succèdent et aboutissent entre 24 et 36 heures à une forme larvaire : **la larve pluteus** (fig. 19 K).

Chez le Fucus 1° Observations de Thuret (1854).

Le biologiste Thuret, dans une première expérience, constate que des oosphères, en l'absence de spermatozoïdes, « restent plusieurs jours sans présenter aucun changement ; puis elles finissent par se décomposer ». Les spermatozoïdes sont donc **indispensables** pour que l'oosphère donne « un nouveau pied de Fucus ». Thuret rendait compte en ces termes d'une deuxième expérience : « ...Pour féconder les oosphères et les mettre en état de germer, il suffit de mélanger à l'eau qui les baigne quelques anthéridies. Si l'expérience est faite sur une lame de verre et que les anthérozoïdes soient en quantité considérable, on sera témoin d'un des plus curieux spectacles que l'étude des Algues puisse donner l'occasion d'observer. Les anthérozoïdes, s'attachant en grand nombre aux oosphères, leur communiquent au moyen de leurs cils vibratiles un mouvement de rotation quelquefois très rapide. Bientôt tout le champ du microscope est couvert de ces grosses sphères brunâtres hérissées d'anthérozoïdes, qui roulent dans tous les sens au milieu du fourmillement de ces corpuscules. »

L'essentiel du phénomène, c'est-à-dire **la fusion des noyaux,** avait échappé à Thuret.

2° Observations actuelles.

En mélangeant dans une goutte d'eau de mer un peu de gelée orangée (anthéridies) et un peu de gelée verdâtre (oogones), on assiste à l'éclatement des anthéridies et des oogones. Les spermatozoïdes nagent activement alors que les oosphères flottent passivement. On retrouve les **mêmes phénomènes** que ceux observés chez l'Oursin. Chaque oosphère est très vite **enveloppée d'une nuée de spermatozoïdes** (fig. 20 E) ; les flagelles appliqués contre la membrane de l'oosphère entraînent la rotation de celle-ci. Après

FIG. 19. - *L'Oursin, les gamètes, les étapes de la fécondation, l'alternance des phases au cours du cycle de reproduction. A. Oursin, coupe schématique montrant une glande reproductrice* (1). B. *Ovule (2. Globules polaires. 3. Cytoplasme. 4. Noyau à n chromosomes).* C, D. *Spermatozoïdes (5. Tête contenant le noyau à n chromosomes. 6. Pièce intermédiaire. 7. Flagelle).* E. *Attraction des spermatozoïdes, formation du cône d'attraction* (8). F. *Fécondation : pénétration du noyau mâle (9. Pronucléus mâle) dans le cytoplasme, formation de la membrane de fécondation* (10). *Formation de l'aster spermatique.* G. *Dédoublement de l'aster, le pronucléus femelle vient au contact du pronucléus mâle.* H. *Fusion des deux pronucléus mâle* (9) *et femelle.* I. *Métaphase de la première division, les* n *chromosomes mâles et les* n *chromosomes femelles se mettent en plaque équatoriale.* J. *Fin de la première division.* K. *Larve d'Oursin.*

N.B. Pour simplifier les dessins de l'ovule, la gangue muqueuse n'a pas été représentée.

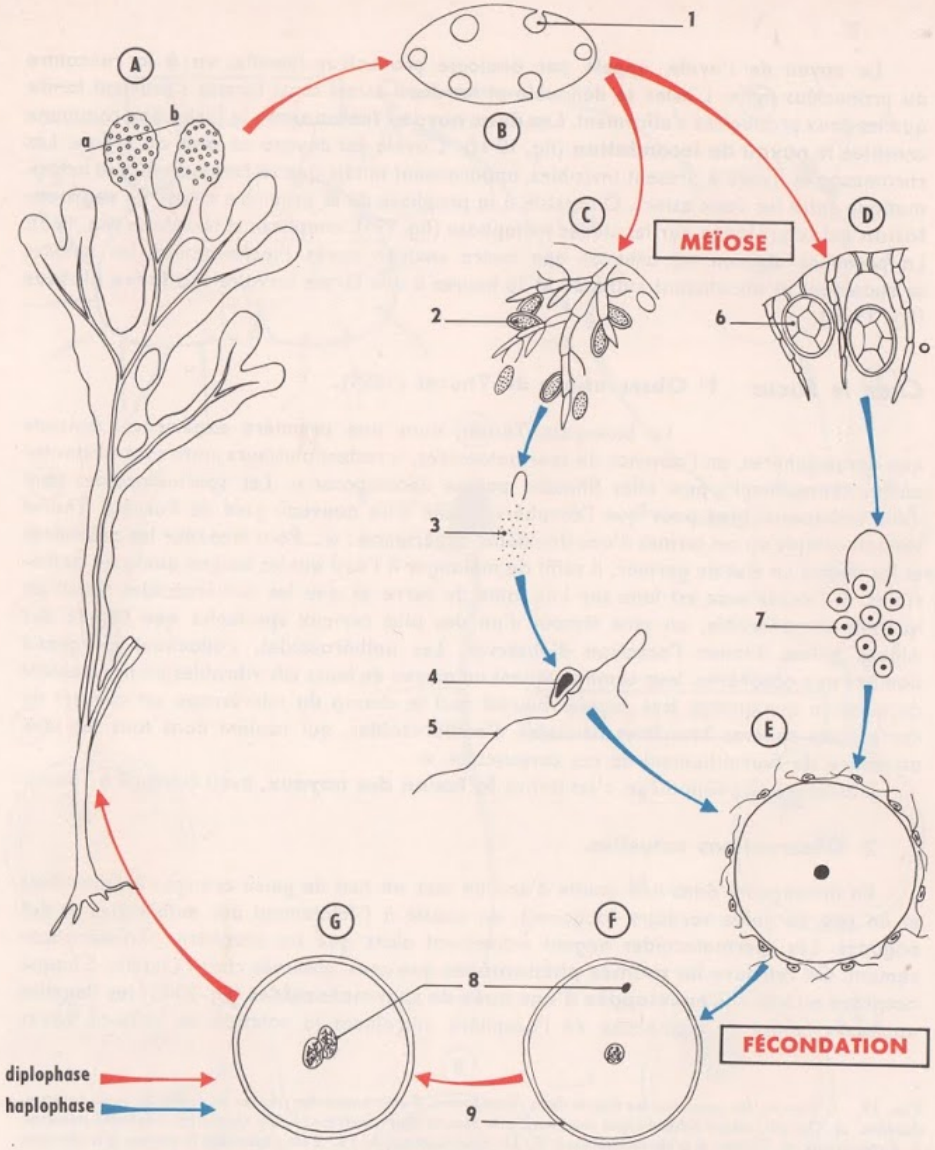


FIG. 20. - *Cycle de reproduction du Fucus, alternance des phases : ⟶ Diplophase ; ⟶ Haplophase. A. Fucus. B. Coupe suivant ab d'une extrémité fertile (1, conceptacle). C. Contenu d'un conceptacle mâle, poil ramifié porteur d'anthéridies (2) qui libéreront 64 gamètes mâles (3) ayant un noyau (4) à n chromosomes et mobiles grâce à deux flagelles (5). D. Contenu d'un conceptacle femelle. Chaque oogone (6) libérera 8 gamètes femelles (7) à n chromosomes. E. Attraction des gamètes mâles, danse des gamètes. F. Pénétration d'un gamète mâle (8) dans le cytoplasme du gamète femelle, formation d'une membrane de fécondation (9). G. Le pronucléus mâle (8) prend l'aspect du pronucléus femelle. Cette phase sera suivie de l'union des chromosomes.*

dix minutes environ, l'oosphère ne tourne plus mais apparaît entourée de **liquide périvitellin ;** un spermatozoïde a **pénétré** dans l'oosphère en abandonnant ses flagelles à l'extérieur (fig. 20 F). Les deux noyaux mâle et femelle se gonflent, vont à la rencontre l'un de l'autre et **fusionnent** (fig. 20 G). L'œuf ainsi formé se segmente et il est à l'origine d'un nouveau pied de Fucus.

B - PROBABILITÉS DE LA FÉCONDATION

La rencontre d'un gamète mâle et d'un gamète femelle dépend de nombreux facteurs. Si, pour simplifier, on se limite aux Animaux, il faut considérer comme facteurs, la durée de vie des gamètes, leur motilité et leur concentration.

Durée de vie des gamètes

1° Les spermatozoïdes.

A part quelques cas particuliers, la survie des spermatozoïdes en dehors des voies génitales ne dépasse pas **quelques heures.** A l'intérieur des voies génitales femelles, la survie des spermatozoïdes est plus ou moins longue. Il y a des cas extrêmes, mais généralement elle varie de quelques heures (6 heures chez la Souris) à quelques jours (5 à 6 jours chez la Jument, 2 à 3 jours chez la Femme). Dans un but économique, on a cherché à conserver les spermatozoïdes pour l'insémination artificielle ; actuellement, pour certaines espèces comme l'espèce bovine, la technique de conservation est bien au point (voir ci-dessus, p. 217).

2° Les ovules.

Les ovules ont une survie beaucoup **plus limitée** que celle des spermatozoïdes, qu'ils soient émis à l'extérieur ou demeurent à l'intérieur des voies génitales. La survie des ovules varie de quelques secondes à quelques minutes pour les animaux aquatiques ; chez les Mammifères, l'ovule ne vit pas plus de 24 heures après l'ovulation (2 à 4 heures pour la Jument, 24 heures pour la Femme).

La motilité des gamètes

Nous savons que seuls les spermatozoïdes sont **mobiles.** Les mouvements ondulants de la queue assurent la propulsion du gamète mâle. La vitesse de déplacement est, par exemple, de 50 μ/seconde pour les spermatozoïdes de Taureau, soit 18 cm/heure. La vitesse augmente dans les voies génitales femelles, en particulier sous l'action des contractions musculaires des parois de ces voies. La motilité est affectée par la présence de certains ions toxiques (Cl^-) ou stimulants (Mg^{++}). Les enzymes qui bloquent les réactions énergétiques peuvent l'inhiber ; les détergents qui détruisent la membrane cellulaire, l'annuler.

La concentration des gamètes

1° Les spermatozoïdes.

La production de spermatozoïdes est considérable et la **concentration** de la liqueur spermatique est toujours **très grande :** on l'estime à 1 000 000 de spermatozoïdes par millimètre cube chez le Taureau, à 100 000 chez l'Homme.

Ces chiffres sont impressionnants, mais relativement peu de spermatozoïdes arriveront à l'ovule étant donné la dilution dans le milieu ambiant chez les Animaux aquatiques

et la distance à parcourir dans les voies génitales femelles chez les autres Animaux. De plus, l'arrivée des spermatozoïdes entraîne une réaction dans les voies génitales femelles, en particulier une mobilisation des leucocytes qui capturent les spermatozoïdes par phagocytose.

2° Les ovules.

La production des gamètes est toujours plus réduite chez la femelle. D'une manière générale, cette production est d'autant plus réduite que la protection de l'embryon et du jeune s'avère mieux assurée.

C - LA PHYSIOLOGIE DE LA FÉCONDATION

Attraction des spermatozoïdes Quelle est la cause de l'attraction des spermatozoïdes par les ovules ? Pour répondre à cette question, relatons une expérience réalisée en 1913. Un tube capillaire contenant de l'eau de mer dans laquelle ont séjourné des ovules mûrs d'Oursin est plongé dans une suspension de spermatozoïdes ; ceux-ci montent rapidement dans le tube. Pour renouveler cette expérience, on peut déposer sur une lame de verre une goutte d'eau ovulaire (eau de mer dans laquelle ont macéré des ovules) et une goutte d'eau renfermant des spermatozoïdes. En rejoignant les deux gouttes par un « pont » d'eau de mer, on observe une **activation des spermatozoïdes** et une **attraction,** car les mouvements sont alors orientés. L'eau ovulaire renferme donc une ou plusieurs substances chimiques émises par les ovules mûrs, activatrices et attractrices vis-à-vis des spermatozoïdes ; on parle d'effet **chimiotactique positif.** Ces substances chimiques, appelées **fertilisines,** sont spécifiques ; celles d'une espèce sont sans effet sur les spermatozoïdes d'une autre espèce.

Pénétration d'un spermatozoïde Activation de l'ovule Les spermatozoïdes arrivés au contact de l'ovule ont à franchir une barrière représentée par la gangue muqueuse et la membrane ovulaire. **L'acrosome** semble jouer un rôle prépondérant dans la pénétration des spermatozoïdes ; il renfermerait des « agents lytiques », des enzymes susceptibles de faciliter la pénétration en dissolvant localement la gangue.

Cette pénétration entraîne l'**activation** de l'ovule, qui se manifeste par l'**apparition du liquide périvitellin.** On assiste à des changements structuraux puisqu'il y a **contraction du cytoplasme,** contraction qui peut atteindre 20 % dans certaines espèces. L'activation s'accompagne de changements métaboliques. En effet **les échanges gazeux respiratoires** augmentent brusquement ; chez l'Oursin, par exemple, la consommation d'oxygène est six fois plus grande dans l'ovule fécondé que dans l'ovule vierge. La **perméabilité de la membrane** redevient normale et les échanges nutritifs avec l'extérieur reprennent. On a un véritable **« réveil physiologique »** de l'ovule ; ce « réveil » s'oppose à la pénétration d'autres spermatozoïdes.

Remarque. — L'activation de l'ovule a pu être obtenue par divers traitements (action mécanique, variation de température...). Dans quelques cas, assez rares, on a pu obtenir un nouvel individu à partir du seul gamète femelle ; c'est la **parthénogenèse expérimentale.** Nous envisagerons par la suite le cas de la parthénogenèse naturelle (chap. 16).

Fusion des noyaux Nous savons que, du spermatozoïde, seul le flagelle reste à l'extérieur de l'ovule. Le matériel de la pièce intermédiaire (mitochondries, cytoplasme spermatique) sera intégré au cytoplasme ovulaire. Les noyaux, appelés pronucléus, **fusionnent.** Cette fusion pose un problème. En effet, dans un chapitre précédent (chap. 12), nous avons appris que le noyau est à l'origine des chromosomes et que le nombre et la forme des chromosomes sont caractéristiques d'une espèce donnée. Si le noyau de chaque gamète apportait $2n$ chromosomes, la fusion entraînerait la formation d'un œuf à $4n$ chromosomes et le nouvel individu serait différent des parents. Il faut donc admettre une **réduction du nombre des chromosomes compensant la fécondation.** C'est précisément cette réduction chromatique que nous envisagerons avec la formation des gamètes ou **gamétogenèse.**

III. LA GAMÉTOGENÈSE

La formation des gamètes sera étudiée en détail chez les Animaux seulement. Nous la retrouverons chez les Végétaux au moment de la formation des grains de pollen et du sac embryonnaire (chap. 15).

A - LA FORMATION DES SPERMATOZOÏDES, OU SPERMATOGENÈSE, CHEZ L'ASCARIS

Nous savons déjà que, chez l'Ascaris, le testicule se présente comme un long tube grêle (fig. 21) ; il est possible de réaliser des coupes sériées à des niveaux différents et de suivre ainsi toutes les étapes de la spermatogenèse d'avant en arrière du corps.

FIG. 21. - *Appareil génital de l'Ascaris mâle.* 1. *Soies copulatrices.* 2. *Orifice cloacal.* 3. *Vésicule séminale.* 4. *Spermiducte.* 5. *Tube séminifère. Notons que les différentes phases de la formation des spermatozoïdes peuvent être observées sur des coupes des divers segments : en* ab *multiplication ; en* bc *croissance ; en* cd *méiose ; en* de *différenciation.*

Observation de coupes exécutées entre a et b Les coupes montrent des figures de **mitose** et, dans le nombre, il est possible de trouver un stade permettant de compter les chromosomes : $2n = 4$. Dans cette partie distale du testicule les cellules se **multiplient;** ce sont des **spermatogonies.**

Observation de coupes exécutées entre b et c Il n'y a pas de figures de mitose dans cette région, mais des cellules plus grosses que les spermatogonies. Les spermatogonies **s'accroissent** et les cellules qui résultent de cette augmentation de volume reçoivent le nom de **spermatocytes de premier ordre** qui, comme les spermatogonies, ont **2*n* chromosomes.**

Observation de coupes exécutées entre c et d Le noyau n'apparaît pas quiescent mais ne présente pas pour autant les images familières de la mitose, du moins à proximité de « c ». C'est dans cette partie du testicule que se produit la **méïose.**

1° Description

Certains noyaux présentent des filaments très minces, les chromosomes ; dans d'autres noyaux, les chromosomes encore ténus sont accouplés par deux. Un stade plus avancé est marqué par la disparition des nucléoles et de la membrane nucléaire, les chromosomes accouplés tendent alors à se confondre en un cordon épais mais très long. On trouve encore des figures dans lesquelles les chromosomes, plus courts et fissurés, sont enroulés l'un autour de l'autre, et des figures où les chromosomes trapus présentent l'aspect de croix, d'anneaux, etc.

En s'éloignant de « c », l'apparition d'un fuseau achromatique, la position des chromosomes à l'équateur de la cellule indiquent une métaphase ; les images d'anaphase et de télophase sont nombreuses. Enfin, en se rapprochant de « d », les préparations montrent des **groupes de deux cellules** avec des figures de **mitose.**

2° Interprétation.

De ces observations il ressort que la méïose comprend **deux divisions successives.** Dans chacune on distingue une prophase, une métaphase, une anaphase et une télophase. Dans les schémas de la figure 22, nous utiliserons le symbole I pour désigner la première division et II pour la deuxième division. Les lettres P, M, A, T désignent respectivement prophase, métaphase, anaphase et télophase.

— **Prophase I.** Cette phase est longue et complexe. Les chromosomes **s'individualisent** en filaments ténus (fig. 22 P_I A), tandis que se forme l'aster. Les chromosomes homologues **s'accouplent** et **s'épaississent** alors que l'aster se dédouble (fig. 22 P_I B). Nucléoles et membrane nucléaire s'estompent, les chromosomes **se fissurent** longitudinalement, **s'enroulent** l'un autour de l'autre et l'on a alors des groupes de quatre chromatides, ou **tétrades** (fig. 22 P_I C), qui deviennent de plus en plus trapues.

— **Métaphase I** (fig. 22 M_I). Un fuseau achromatique est apparu ; les tétrades se placent **dans le plan équatorial.** Dans chaque tétrade, deux centromères relient chacun deux chromatides. Ils se placent pour chaque tétrade de **chaque côté du plan équatorial.**

— **Anaphase I** (fig. 22 A_I). Les chromosomes homologues **s'écartent** l'un de l'autre en direction des pôles **sans** qu'il y ait eu pour chacun d'eux **division du centromère.** Ce sont donc ***n* chromosomes fissurés** longitudinalement qui se trouvent aux pôles de la cellule mère.

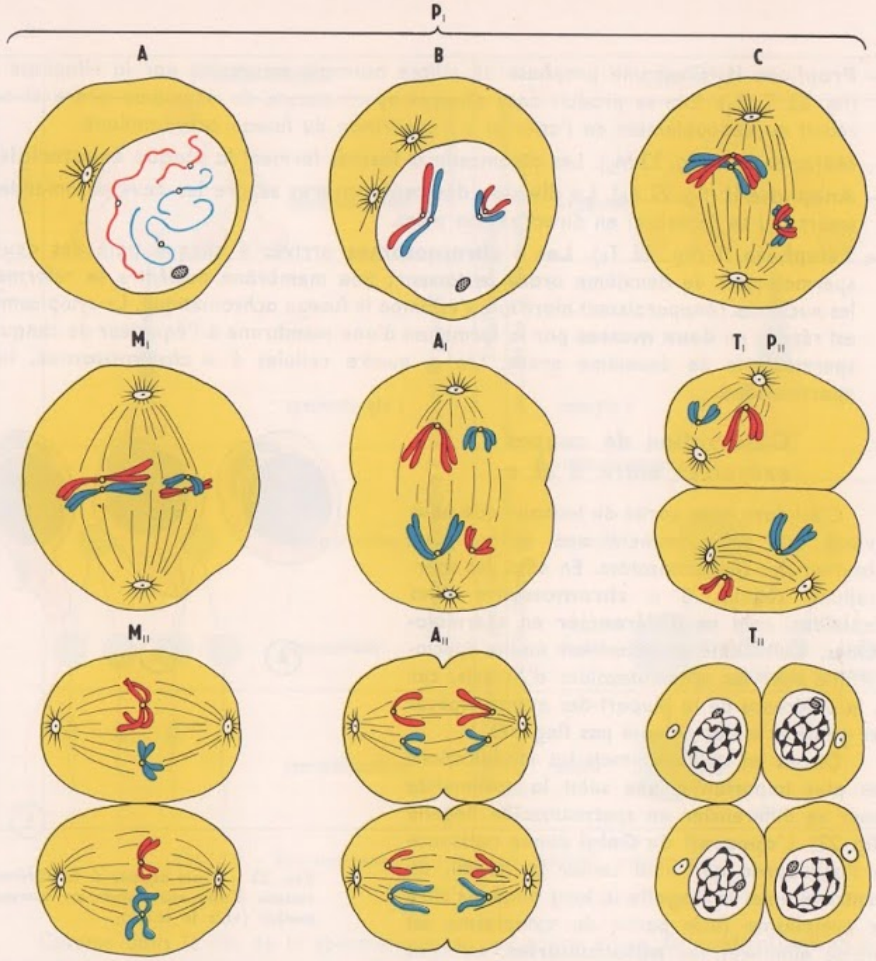


FIG. 22. - *Étapes de la méïose au cours de la spermatogenèse chez l'Ascaris mâle. (Très schématique.)*
P_I. *Prophase de la première division :* A. *Formation de l'aster et apparition des chromosomes.* B. *Dédoublement de l'aster, accouplement des chromosomes.* C. *Disparition de la membrane nucléaire, apparition du fuseau achromatique ; les chromosomes se raccourcissent et se fissurent donnant ainsi des tétrades.*
M_I. *Métaphase. Chromosomes à l'équateur de la cellule.* **A_I.** *Anaphase, les chromosomes fissurés se dirigent vers les pôles.* **T_I.** *Télophase de la première division et prophase de la seconde division.*
M_{II} et **A_{II}.** *Métaphase et anaphase de la seconde division. A la fin de l'anaphase, il y a* n *chromosomes (ici* n = 2*) à chaque pôle.* **T_{II}.** *Télophase de la seconde division.*

— **Télophase I.** Les deux lots de *n* chromosomes fissurés arrivés aux deux pôles de la cellule restent individualisés. Le fuseau achromatique s'estompe à l'équateur de la cellule tandis qu'une **membrane** sépare la cellule mère en deux. Les deux cellules issues de la division d'un spermatocyte de premier ordre sont à ***n* chromosomes** et constituent **les spermatocytes de deuxième ordre.**

— **Prophase II.** C'est une prophase de mitose normale escamotée par la télophase I (fig. 22 T_I P_{II}). Elle se produit dans **chaque** spermatocyte de deuxième ordre et se réduit au dédoublement de l'aster et à l'apparition du fuseau achromatique.

— **Métaphase II** (fig. 22 M_{II}). Les chromosomes fissurés forment la **plaque équatoriale.**

— **Anaphase II** (fig. 22 A_{II}). **La division des centromères** sépare les deux chromatides sœurs qui se déplacent en direction des pôles.

— **Télophase II** (fig. 22 T_{II}). **Les *n* chromosomes** arrivés à chaque pôle des deux spermatocytes de deuxième ordre se tassent ; une membrane nucléaire se reforme, les nucléoles réapparaissent alors que s'estompe le fuseau achromatique. Le cytoplasme est réparti en **deux masses** par la formation d'une membrane à l'équateur de chaque spermatocyte de deuxième ordre. On a quatre cellules à ***n* chromosomes,** les **spermatides.**

Observation de coupes exécutées entre d et e

C'est dans cette partie du testicule que nous avions fait précédemment une coupe pour observer des spermatozoïdes. En effet, les spermatides, cellules à ***n* chromosomes** dites haploïdes, vont **se différencier** en spermatozoïdes. Cette différenciation est moins spectaculaire pour les spermatozoïdes d'Ascaris, car à la différence de la plupart des autres espèces les gamètes mâles ne sont pas flagellés.

Disons en quelques mots les modifications les plus importantes que subit la spermatide pour se différencier en spermatozoïde flagellé (fig. 23). L'**appareil de Golgi** donne naissance à l'**acrosome** qui vient coiffer le noyau, un centriole émet le **flagelle** le long duquel s'étire le cytoplasme (une partie du cytoplasme est même éliminée), les **mitochondries.** enfin, se condensent en une hélice autour du flagelle dans la pièce intermédiaire. Ce sont là des modifications morphologiques qui s'accompagnent de modifications physiologiques. La motilité du spermatozoïde et son pouvoir fécondant s'acquièrent pendant le parcours des gamètes dans les voies génitales, grâce aux sécrétions de l'épididyme, des vésicules séminales et de la prostate. Pour les Animaux marins à fécondation externe, c'est le contact de l'eau de mer qui assure la maturation des gamètes. La spermatogenèse s'achève du point de vue physiologique à l'**émission de gamètes.**

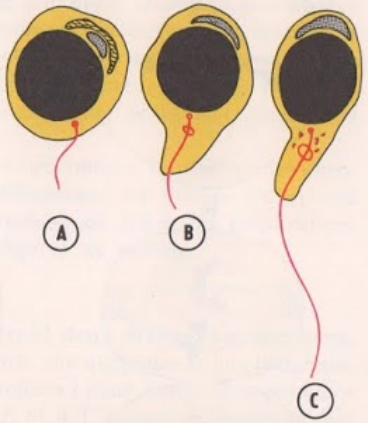


FIG. 23. - *Trois aspects de la différenciation d'une spermatide en spermatozoïde* (voir le texte).

B - LA FORMATION DES OVULES, OU OVOGENÈSE

On peut suivre la formation des ovules par des coupes sériées faites le long des ovaires. Nous ne donnerons que les étapes essentielles et surtout les différences qui ressortent dans le schéma (fig. 24).

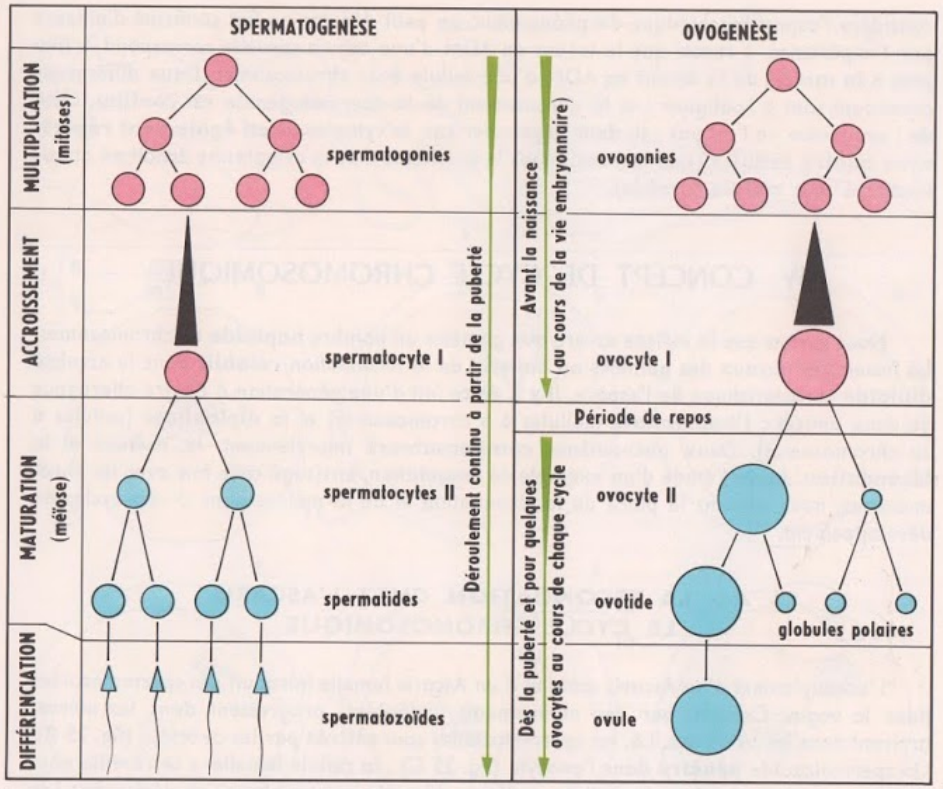


FIG. 24. - *Spermatogenèse et ovogenèse. Schémas comparatifs.*

Comme dans le cas de la spermatogenèse, on a une phase de **multiplication** qui aboutit à la formation d'**ovogonies,** cellules **à 2*n* chromosomes.** La phase de multiplication se limite au début du développement embryonnaire chez les Vertébrés supérieurs mais se poursuit toute la vie chez les Invertébrés. Les ovogonies **s'accroissent** considérablement, plus encore que les spermatogonies, pour donner des **ovocytes de premier ordre.** Ces derniers rentrent en prophase de **méïose,** mais restent souvent bloqués à ce stade jusqu'au moment de la ponte ou de la fécondation. Après cette interruption, qui peut durer plusieurs années, la méïose se poursuit. La première division donne **deux cellules haploïdes** de volume très inégal : une de grande taille, **l'ovocyte de deuxième ordre,** l'autre très petite, **le premier globule polaire.** Par la deuxième division de la méïose naissent de l'ovocyte de deuxième ordre l'**ovotide** et **un second globule polaire.** Le premier globule polaire se divise parfois pour donner deux globules polaires.

Spermatogenèse et ovogenèse sont tout à fait **comparables** dans les grandes lignes. Dans les deux cas le nombre diploïde de chromosomes est **réduit de moitié.** Si l'on

considère l'aspect biochimique du phénomène, on peut déduire un fait confirmé d'ailleurs par l'expérience, à savoir que la teneur en ADN d'une cellule sexuelle correspond à peu près à **la moitié** de la teneur en ADN d'une cellule à 2*n* chromosomes. Deux différences cependant sont à souligner : si le déroulement de la spermatogenèse est **continu,** celui de l'ovogenèse ne l'est pas ; si, dans le premier cas, le cytoplasme est **également réparti** entre **quatre cellules** (spermatides), dans le deuxième cas, le cytoplasme échoit en quasi-totalité à **une cellule** (ovotide).

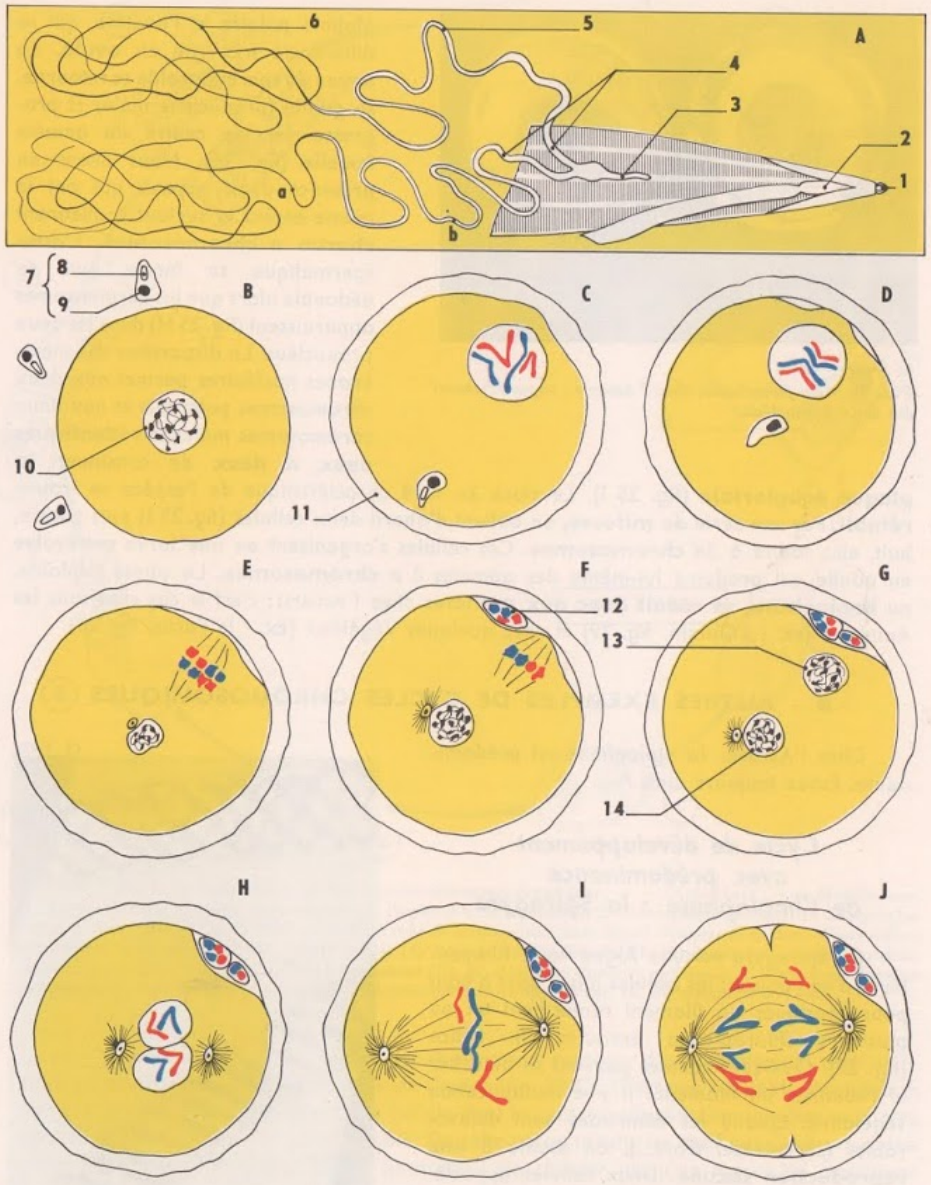
IV. CONCEPT DE CYCLE CHROMOSOMIQUE

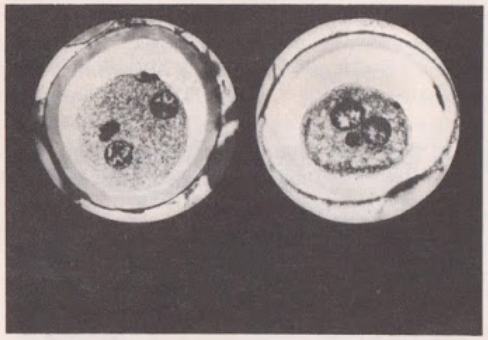
Nous savons que la méïose assure aux gamètes un nombre **haploïde** de chromosomes. La fusion des noyaux des gamètes au moment de la fécondation **rétablit** donc le nombre **diploïde** caractéristique de l'espèce. Il y a de ce fait d'une génération à l'autre alternance de deux phases : **l'haplophase** (cellules à *n* chromosomes) et la **diplophase** (cellules à 2*n* chromosomes). Deux phénomènes **compensateurs** interviennent, la **méïose** et la **fécondation.** Après l'étude d'un exemple de fécondation, envisagé cette fois avec les chromosomes, nous verrons la place de la fécondation et de la méïose dans divers cycles de développement.

A - LA FÉCONDATION CHEZ L'ASCARIS LE CYCLE CHROMOSOMIQUE

L'accouplement d'un Ascaris mâle et d'un Ascaris femelle introduit des spermatozoïdes dans le vagin. Ceux-ci, par des mouvements amiboïdes, progressent dans les utérus, arrivent dans les oviductes. Là, les spermatozoïdes sont **attirés** par les ovocytes (fig. 25 B). Un spermatozoïde **pénètre** dans l'ovocyte (fig. 25 C) ; la cellule femelle « se réveille physiologiquement » et en particulier la **méïose,** bloquée en prophase, se déclenche. Les chromosomes s'**accouplent** (fig. 25 D) puis se **fissurent,** formant des tétrades (fig. 25 E). Le fuseau achromatique, excentrique par rapport à l'ovocyte, entraîne une **répartition inégale** du cytoplasme et la première division de la méïose aboutit à l'émission d'un globule polaire. La deuxième division de la méïose (fig. 25 F) produit un deuxième

FIG. 25. - *Appareil génital de l'Ascaris femelle et étapes de la fécondation (figuration semi-schématique). A. Appareil génital (1. Bouche. 2. Œsophage. 3. Vagin. 4. Utérus. 5. Oviducte. 6. Ovaire). C'est dans la portion ab que l'on peut observer les figures de fécondation. B. Attraction des spermatozoïdes par l'ovocyte. (7. Spermatozoïde. 8. Corps réfringent. 9. Noyau à n chromosomes. 10. Noyau à 2 n chromosomes). C. Le spermatozoïde pénètre dans l'ovocyte, déclenche la méïose et provoque la formation d'une membrane de fécondation* (11). D, E. *Suite de la prophase précédente, les chromosomes s'accouplent* (D) *puis se fissurent* (E) *formant des tétrades. Le spermatozoïde occupe le centre de l'ovocyte. F. La première division méïotique a abouti à l'expulsion d'un premier globule polaire* (12). *Plaque équatoriale de la deuxième division ; l'aster spermatique est formé. G. Fin de la deuxième division, expulsion du deuxième globule polaire, le pronucléus femelle* (13), *qui possède maintenant* n *chromosomes, et le pronucléus mâle* (14) *prennent le même aspect. H. Dédoublement de l'aster, les deux pronucléus sont en contact, leurs chromosomes apparaissent. I. Les chromosomes mâles et femelles se mettent en plaque équatoriale (reconstitution du stock diploïde), début de la première division de l'œuf. J. Les chromosomes, qui se sont fissurés, se séparent en deux lots de* n *chromosomes pour donner deux cellules.*





Cl. Laporte-Nublat

FIG. 26. - *La fécondation chez l'Ascaris ; rapprochement des deux pronucléus.*

globule polaire et l'ovotide, qui se différencie très vite en **ovule.** Le noyau du spermatozoïde se retourne, se gonfle (pronucléus mâle) et progresse vers le centre du gamète femelle (fig. 26). Nous avons en présence deux noyaux qui ont le même aspect et surtout contiennent **chacun *n* chromosomes.** L'aster spermatique se forme puis se dédouble alors que les chromosomes apparaissent (fig. 25 H) dans les deux pronucléus. La disparition des membranes nucléaires permet aux deux chromosomes paternels et aux deux chromosomes maternels **identiques deux à deux** de constituer **la plaque équatoriale** (fig. 25 I). Le stock $2n = 4$ caractéristique de l'espèce se trouve **rétabli.** Par une série de **mitoses,** on obtient d'abord deux cellules (fig. 25 J) puis quatre, huit, etc., toutes à **2*n* chromosomes.** Ces cellules s'organisent en une larve qui évolue en adulte qui produira lui-même des gamètes à ***n* chromosomes.** La phase haploïde, ou **haplophase, se réduit donc aux gamètes** chez l'Ascaris; c'est le cas chez tous les Animaux (ex. : l'Oursin, fig. 19) et chez quelques Végétaux (ex. : le Fucus, fig. 20).

B - AUTRES EXEMPLES DE CYCLES CHROMOSOMIQUES

Chez l'Ascaris, la diplophase est prédominante. Est-ce toujours ainsi ?

Cycle de développement avec prédominance de l'haplophase : la Spirogyre

La Spirogyre est une Algue verte filamenteuse d'eau douce ; les cellules mises bout à bout pour constituer un filament renferment un ou plusieurs chloroplastes enroulés en hélice (fig. 27). Quelques cellules peuvent se détacher et redonner un filament ; il y a multiplication végétative. Quand les conditions sont défavorables (sécheresse, froid...), on assiste à **une reproduction sexuée.** Deux cellules appartenant à deux filaments disposés côte à côte émettent une protubérance (fig. 28 B) ; un tube de conjugaison s'établit entre les deux cellules.

Cl. Vallin

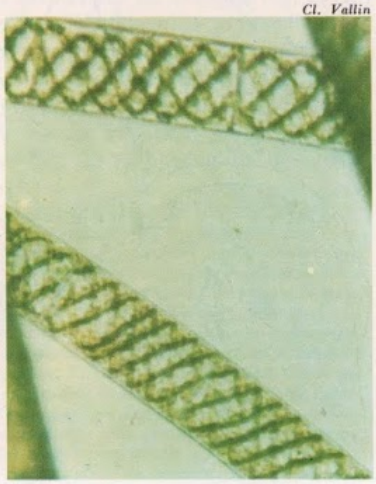


FIG. 27. - *Filaments de Spirogyre.*

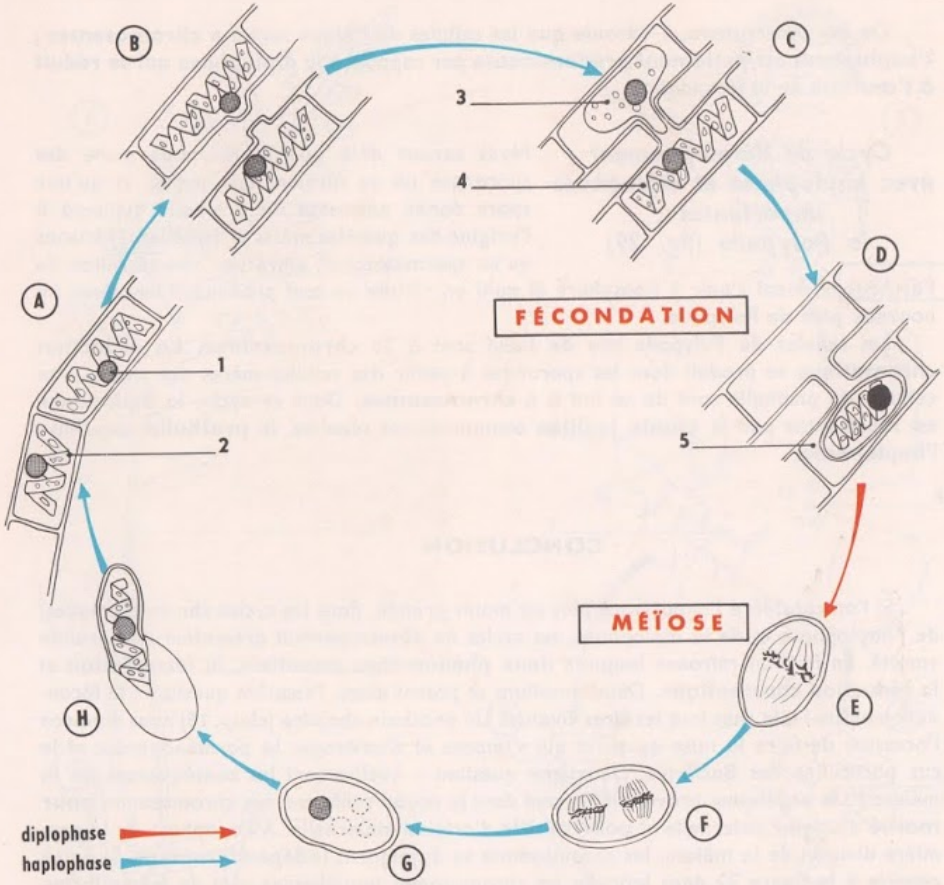


FIG. 28. - *Cycle de reproduction de la Spirogyre et alternance des phases : ⟶ Diplophase ; ⟶ Haplophase. A. Fragment d'un filament de Spirogyre (1. Noyau à n chromosomes. 2. Chloroplaste spiralé). B. Rapprochement de deux Spirogyres. C. Formation d'un tube de conjugaison dans lequel s'engage le contenu d'une cellule constituant le gamète mâle (3), l'autre cellule (4) étant le gamète femelle. D. Rencontre puis fusion des deux noyaux, formation d'un œuf à 2 n chromosomes (5). E. Première division méïotique. F. Deuxième division méïotique. G. Sur les quatre noyaux à n chromosomes trois dégénèrent. H. Germination de l'œuf.*

L'une d'elles perd sa structure caractéristique ; son contenu, d'un mouvement amiboïde, vient **se confondre** avec le contenu de l'autre (fig. 28 C). C'est une véritable fécondation puisque deux cellules **s'unissent ;** la cellule dont le contenu effectue la migration peut être considérée comme étant le gamète mâle. De cette union résulte un **œuf** qui s'entoure d'une paroi épaisse brunâtre (fig. 28 D) permettant de résister jusqu'au retour de conditions favorables. L'œuf sort alors de son inertie et il est le siège d'une méïose (fig. 28 E et F) ; trois des quatre noyaux qui en résultent dégénèrent (fig. 28 G) et le nouvel œuf à *n* chromosomes germe (fig. 28 H).

De ces observations, il découle que les cellules de l'Algue sont à ***n* chromosomes ; l'haplophase est nettement prédominante** par rapport à la **diplophase qui se réduit à l'œuf** issu de la fécondation.

Cycle de développement avec haplophase et diplophase importantes : le Polypode (fig. 29)

Nous savons déjà que le Polypode porte des sporanges où se forment les spores, et qu'une spore donne naissance au prothalle qui sera à l'origine des gamètes mâles et femelles. Précisons qu'un spermatozoïde, attiré par une sécrétion de l'archégone, vient s'unir à l'oosphère et qu'il en résulte un œuf produisant lui-même un nouveau pied de Polypode.

Les cellules du Polypode issu de l'œuf sont à **2*n* chromosomes. La réduction chromatique** se produit dans les sporanges à partir des cellules mères des spores ; les cellules du prothalle sont de ce fait à ***n* chromosomes.** Dans ce cycle, la **diplophase** est représentée par la **plante feuillée** communément récoltée, le **prothalle** concrétise l'**haplophase.**

CONCLUSION

Si l'on considère l'importance plus ou moins grande, dans les cycles chromosomiques, de l'haplophase et de la diplophase, les cycles de développement présentent une grande variété. En fait, on retrouve toujours **deux phénomènes essentiels,** la **fécondation** et la **réduction chromatique.** Deux questions se posent alors. Première question : la fécondation existe-t-elle chez tous les êtres vivants ? Un prochain chapitre (chap. 16) nous donnera l'occasion de faire la mise au point qui s'impose et d'envisager la parthénogenèse et le cas particulier des Bactéries. Deuxième question : quelles sont les conséquences de la méïose ? Un organisme provient d'un œuf dont le noyau renferme des chromosomes **pour moitié** d'origine paternelle et **pour moitié** d'origine maternelle. A l'anaphase de la première division de la méïose, les chromosomes se disjoignent **indépendamment.** Si on se reporte à la figure 22 dans laquelle les chromosomes homologues sont de même forme (deux grands et deux petits) et les chromosomes parentaux de couleurs différentes (bleu et rouge), on voit que deux gamètes renferment « un grand bleu » et un « petit rouge », les deux autres, un « grand rouge » et un « petit bleu ». On aurait pu représenter autrement l'anaphase avec migration des « bleus » d'un côté et des « rouges » de l'autre. En résumé, à partir de **quatre chromosomes** seulement, il y a **quatre types de gamètes possibles.** La méïose occasionne donc un **brassage chromosomique.**

D'autre part, nous savons que pendant la prophase de la première division de la méïose, les chromosomes homologues **s'enroulent** intimement. Il est prouvé que pendant cet « **enjambement** », appelé crossing-over (fig. 12, p. 341), il peut se produire des **échanges de segments chromosomiques.** Les chromosomes voient alors leur **structure modifiée.** Si l'on sait que les chromosomes sont porteurs du patrimoine héréditaire représenté par les **gènes** (p. 334), on peut dire que la méïose assure une distribution **nouvelle** des gènes, une **recombinaison génétique.** La méïose et la fécondation font de chaque être vivant **un individu nouveau.**

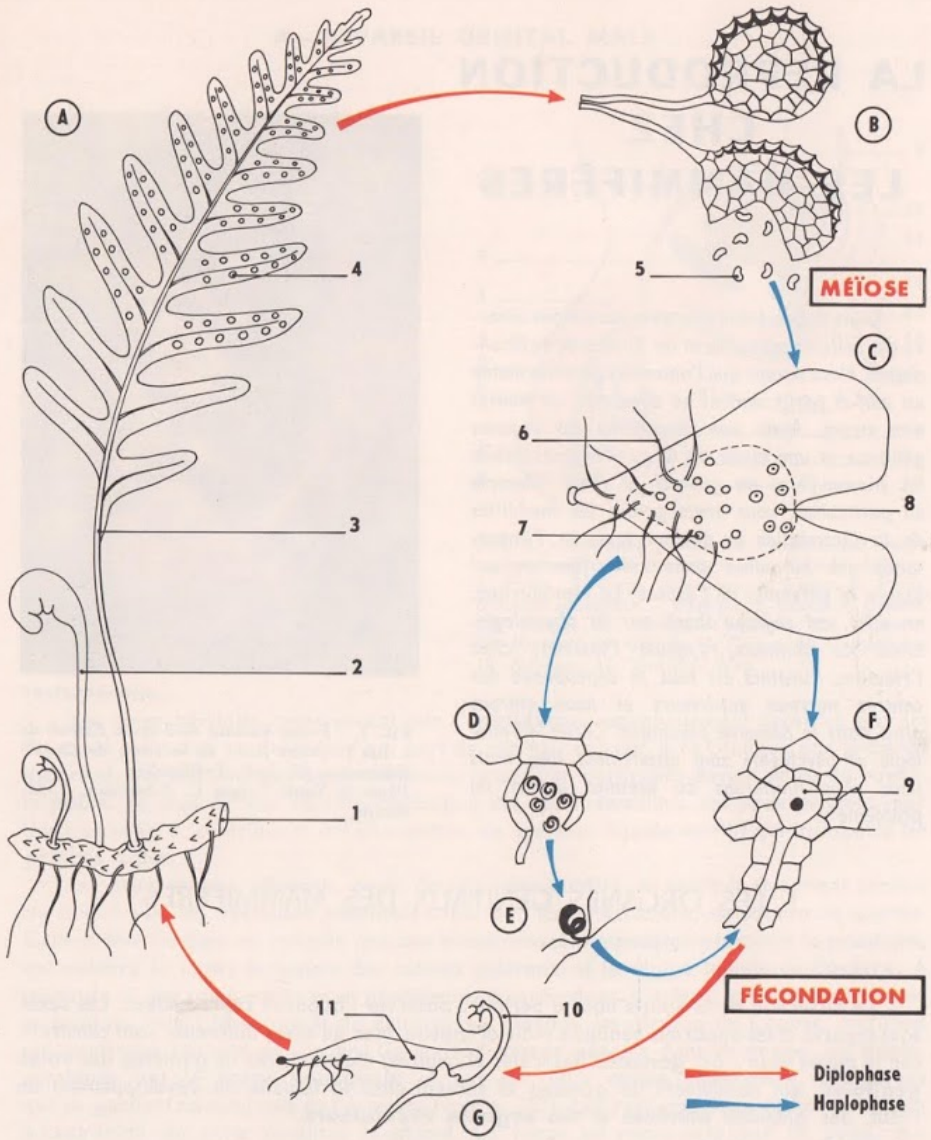


FIG. 29. - *Cycle de reproduction du Polypode, alternance des phases :* ⟶ *Diplophase ;* ⟶ *Haplophase. A. Polypode. (1. Rhizome. 2. Jeune feuille. 3. Feuille développée. 4. Amas de sporanges). B. Sporanges (5. Spores). C. Prothalle (6. Poils absorbants. 7. Anthéridies. 8. Archégones). D. Anthéridies libérant les gamètes mâles. E. Gamète mâle. F. Archégone (9. Gamète femelle). G. Jeune plantule* (10) *se développant sur le prothalle* (11).

LA REPRODUCTION CHEZ LES MAMMIFÈRES

Dans le précédent chapitre, nous avons observé des cellules sexuelles et les phases de la fécondation. Nous savons que l'union des gamètes donne un œuf à partir duquel se développe un nouvel être vivant. Après une description des organes génitaux et une étude de la gamétogenèse chez les Mammifères en général et chez l'Homme en particulier, nous envisagerons les modalités de la fécondation en faisant ressortir l'importance des hormones dans cette fonction qui assure la pérennité de l'espèce. La reproduction, en effet, est régie d'abord par la physiologie. Chez les animaux, s'ajoute l'instinct; chez l'Homme, l'instinct est sous la dépendance des centres nerveux supérieurs et nous entrons ainsi dans le domaine psychique. Certes, physiologie et psychisme sont étroitement liés, mais nous nous limiterons au premier aspect du problème.*

FIG. 1. - *Fœtus humain de 3 mois. Extrait de « Les premiers jours de la vie » de Claude Edelmann, éd. J.-P. Taillandier.*
Photo © Nestlé-Guigoz C. Edelmann. J.-M. Baufle.

I. LES ORGANES GÉNITAUX DES MAMMIFÈRES

La dissection de la Souris nous a permis d'observer l'appareil reproducteur. Les sexes sont séparés et les appareils génitaux mâle et femelle, bien qu'assez différents, sont construits sur le même plan : des **gonades** (testicules et ovaires) élaboratrices de gamètes, des **voies génitales,** qui conduisent les gamètes et servent chez la femelle au développement de l'œuf, des **glandes annexes** et des **organes copulateurs.**

* Vous trouverez des renseignements sur l'aspect psychique de la reproduction humaine dans l'ouvrage suivant, tout spécialement destiné aux élèves des classes terminales des lycées : « A la découverte de la sexualité » par Odette Thibault, éd. Bordas – Dunod.

A - APPAREIL GÉNITAL MÂLE

L'appareil génital mâle de la Souris a déjà été décrit et schématisé (voir chap. 1, p. 14 et 15, fig. 6 et 7).

Chez l'Homme (fig. 2), les **testicules** sont des glandes ovoïdes (45 mm × 30 mm), blanchâtres, logées dans les bourses ou **scrotum,** sac cutané divisé en deux parties. Ils se sont formés à l'intérieur de l'abdomen de l'embryon, mais comme la production de spermatozoïdes demande une température inférieure à celle qui règne à cet endroit, ils doivent migrer dans le scrotum. Les testicules sont enveloppés dans un muscle en forme de sac et retenus par un ligament suspenseur. Leur fonction est double : production de spermatozoïdes et sécrétion d'une hormone, la **testostérone.**

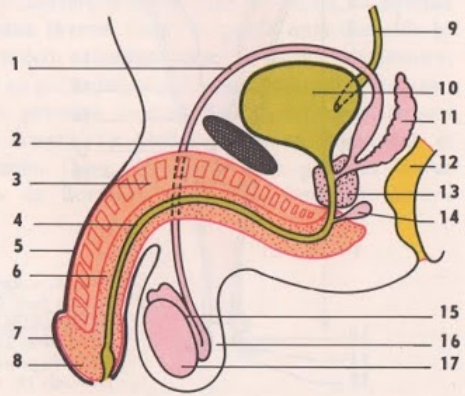


FIG. 2. - *Appareil génital de l'homme (en coupe antéro-postérieure médiane).* 1. *Canal déférent.* 2. *Pubis.* 3. *Corps caverneux.* 4. *Urètre.* 5. *Pénis.* 6. *Corps spongieux.* 7. *Prépuce.* 8. *Gland.* 9. *Uretère.* 10. *Vessie.* 11. *Vésicule séminale.* 12. *Rectum.* 13. *Prostate.* 14. *Glandes de Cooper.* 15. *Epididyme.* 16. *Scrotum.* 17. *Testicule droit.*

Les voies génitales commencent par l'**épididyme,** essentiellement constitué par un fin canal pelotonné sur lui-même qui part de chaque testicule. Il se continue par le **canal déférent,** qui suit un trajet assez complexe, passant en particulier devant un os du bassin, le **pubis.** En plus de leur rôle de conduction des spermatozoïdes, ces deux organes, par leurs sécrétions, contribuent à l'élaboration du sperme, liquide nutritif qui transporte les gamètes mâles.

Les deux canaux déférents, avant de rejoindre l'urètre, se renflent et portent chacun un diverticule, les **vésicules séminales** qui, par leurs sécrétions, améliorent le sperme. Cette même fonction est remplie par une masse musculo-glandulaire impaire, la **prostate,** qui entoure la partie terminale des canaux déférents et la région initiale de l'**urètre.** A partir de là, les voies urinaires et génitales sont confondues. L'urètre, après avoir traversé la prostate, reçoit la sécrétion de deux petites glandes, les glandes de Cooper, sécrétion qui neutralise l'acidité de l'urine. Ce conduit impair pénètre dans la **verge,** ou **pénis,** constituée par le **corps spongieux** et par les deux **corps caverneux,** formations qui se gonflent de sang lors de l'érection (voir p. 257). Un renflement du corps spongieux à l'extrémité du pénis constitue le **gland.** La verge est recouverte par la peau, qui fait un repli à la base du gland et qui, à partir de là, prend le nom de **prépuce ;** celui-ci est retenu par le frein du gland. Le prépuce doit pouvoir s'effacer pour découvrir le gland. Si cela est impossible, il s'agit d'un **phimosis,** ce qui nécessite une petite intervention, la **circoncision,** consistant à couper le frein du gland ou l'extrémité du prépuce.

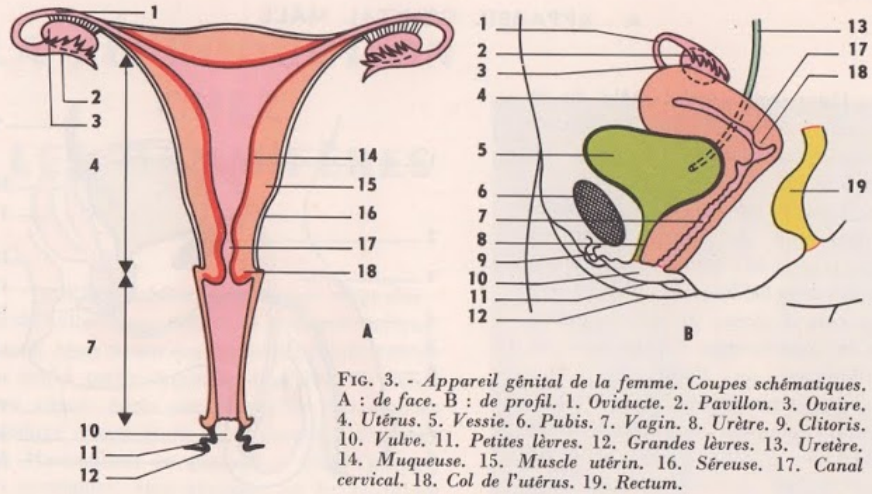


FIG. 3. - *Appareil génital de la femme. Coupes schématiques. A : de face. B : de profil. 1. Oviducte. 2. Pavillon. 3. Ovaire. 4. Utérus. 5. Vessie. 6. Pubis. 7. Vagin. 8. Urètre. 9. Clitoris. 10. Vulve. 11. Petites lèvres. 12. Grandes lèvres. 13. Uretère. 14. Muqueuse. 15. Muscle utérin. 16. Séreuse. 17. Canal cervical. 18. Col de l'utérus. 19. Rectum.*

B - APPAREIL GÉNITAL FEMELLE

Pour la description de l'appareil génital femelle de la Souris, il faut se reporter au début de l'ouvrage (chap. 1, p. 15, fig. 8).

Chez la femme (fig. 3), les **ovaires** sont des glandes en forme d'amande (30 mm × 20 mm), blanc nacré, dont la surface irrégulière est parsemée de cicatrices, emplacements d'anciens **follicules** (voir p. 247). Il peut y apparaître une excroissance violacée, qui est un follicule, ou une zone d'un jaune franc, le **corps jaune** (voir p. 248). Les ovaires se situent de part et d'autre de l'axe de symétrie au niveau d'une ligne horizontale passant par le haut du pubis. Ces glandes sont retenues par les vaisseaux et par des ligaments. Elles produisent les gamètes femelles, ou ovules, et sécrètent plusieurs hormones (voir p. 250).

Au voisinage de chaque ovaire, un **pavillon** au bord dentelé recueille les gamètes femelles et se prolonge par un conduit d'une dizaine de centimètres, l'**oviducte.** L'ensemble pavillon-oviducte constitue la **trompe,** dont la paroi musculaire est tapissée intérieurement de cellules munies de cils. Les trompes débouchent dans un organe impair, **l'utérus,** incliné vers l'avant, couché sur la vessie. Cet organe est essentiellement un muscle creux en forme de poire renversée ; on distingue, en haut, le **corps de l'utérus** et, en bas, le **col de l'utérus.** La cavité utérine est grossièrement triangulaire ; dans les angles supérieurs arrivent les trompes; la pointe inférieure se prolonge par un canal, le **canal cervical** (du latin *cervix*, cou, col) qui traverse le col utérin faisant saillie dans un conduit, le **vagin.** Le muscle utérin **(musculeuse)** est tapissé extérieurement par une membrane à deux feuillets appelée **séreuse,** et intérieurement par la muqueuse, ou **endomètre,** présentant un revêtement épithélial, un tissu conjonctif dense (le chorion) et des glandes.

Le vagin, long de 7 à 10 cm, est musculo-membraneux. Il est tapissé d'une muqueuse formant des plis horizontaux, mais il ne renferme pas de glandes. Il fait communiquer les organes génitaux internes avec la **vulve,** qui représente les organes génitaux externes. La vulve est une dépression allongée d'avant en arrière et limitée par des replis, les **petites lèvres,** doublées à l'extérieur par les **grandes lèvres.** Dans la partie antérieure de la dépression s'ouvre l'orifice de l'urètre, ou **méat urinaire,** dans la partie postérieure, l'orifice du vagin. A la naissance, cet orifice est en partie fermé par une membrane, l'**hymen,** qui sera déchirée partiellement au cours du premier rapport sexuel, et complètement au cours du premier accouchement. Vers l'avant, les petites lèvres se rejoignent et entourent un petit organe érectile, le **clitoris.** Dans l'épaisseur des grandes lèvres se situent deux petites glandes, les glandes de Bartholin qui débouchent en arrière de l'orifice du vagin.

II. LES GONADES

L'observation macroscopique est complétée par l'examen de préparations microscopiques.

A - EXAMEN DE PRÉPARATIONS MICROSCOPIQUES DE TESTICULES

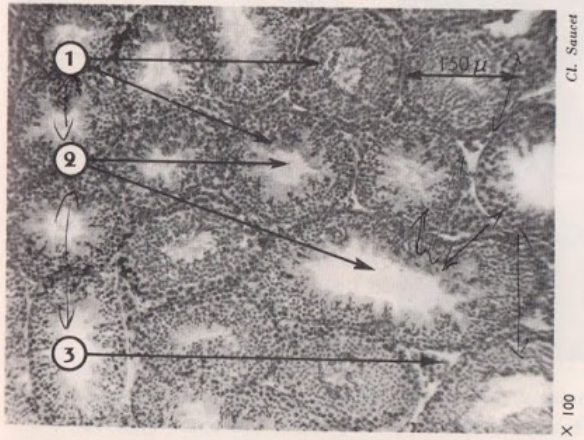


FIG. 4. - *Coupe transversale de testicule de Souris. 1. Tubes séminifères sectionnés. 2. Lumière des tubes. 3. Cellules interstitielles.*

Une coupe totale de testicule, observée à un très faible grossissement (× 5), montre que cet organe est entouré d'une épaisse membrane et divisé en lobules. Au faible grossissement du microscope (× 100), dans chaque lobule apparaissent des sections circulaires ou obliques de tubes (fig. 4) : les **tubes séminifères,** pelotonnés, et coupés plus ou moins transversalement. Chez l'homme, il y a 3 ou 4 tubes par lobule, mesurant un mètre environ sur 200 μ de diamètre. Les tubes sont séparés par du tissu conjonctif; dans ces espaces intertubulaires, il existe des îlots de cellules, les **cellules interstitielles** (fig. 5), et des vaisseaux sanguins.

Au fort grossissement du microscope, la section d'un tube séminifère (fig. 6) montre différents types cellulaires reconnaissables à la taille, à la place et à l'aspect des noyaux. Cet ensemble de cellules constitue la lignée séminale, qui aboutit aux spermatozoïdes; la formation des spermatozoïdes constitue la **spermatogenèse.** Entre les éléments de la lignée séminale, sur le bord externe du tube, on peut voir quelques cellules à noyau clair et volumineux, correspondant à un tissu nourricier et de soutien. La spermatogenèse est centripète. La succession est la suivante (fig. 7 ci-dessous à droite, et fig. 24, p. 235) :

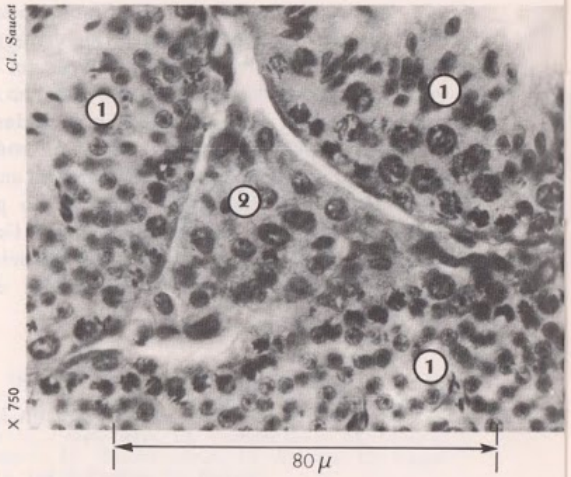
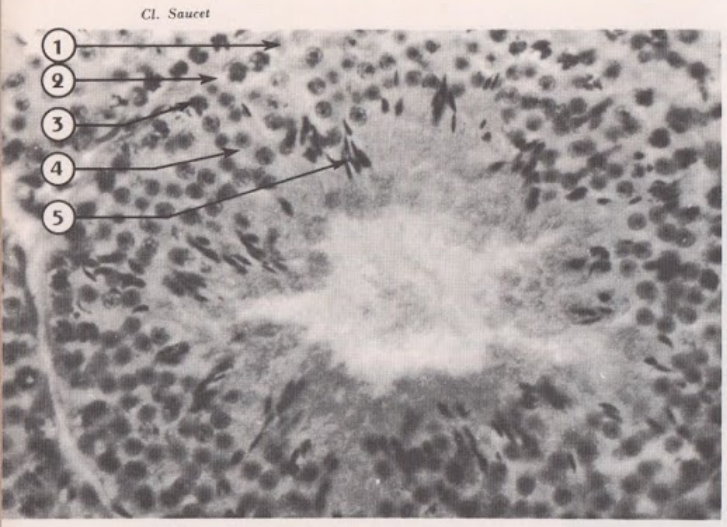


FIG. 5. - *Cellules interstitielles.* 1. *Tubes séminifères sectionnés.* 2. *Espace intertubulaire, cellules interstitielles.*



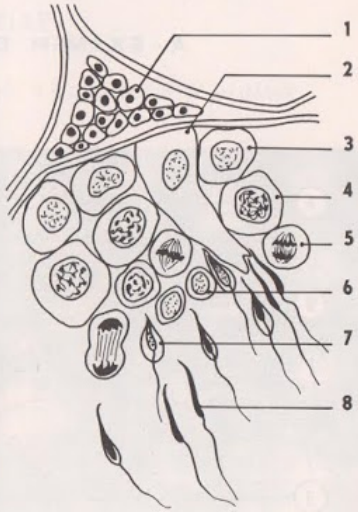


FIG. 6. - *Section d'un tube séminifère.* 1. *Cellule nourricière.* 2. *Spermatogonie.* 3. *Spermatocyte I.* 4. *Spermatide.* 5. *Spermatozoïdes.*

FIG. 7. - *Détail schématique d'une portion de tube séminifère* (ci-dessus à droite). 1. *Espaces intertubulaires, cellules interstitielles.* 2. *Cellule nourricière.* 3. *Spermatogonie (2* n*).* 4. *Spermatocyte I (2* n*).* 5. *Spermatocyte II (*n*).* 6. *Spermatide (*n*).* 7. *Spermatide évoluée (*n*).* 8. *Spermatozoïde (*n*).*

— petites cellules à noyau peu foncé, au voisinage de la paroi du tube : les **spermatogonies** (2*n* chromosomes, 2*q* ADN) ;

— cellules plus grosses, à noyau très foncé, formant souvent deux rangées : les **spermatocytes I** (2*n* chromosomes, 4*q* ADN). Les **spermatocytes II** (*n* chromosomes, 2*q* ADN) sont plus petits et leur existence est brève puisqu'ils se divisent aussitôt après leur formation (voir chap. 13) ;

— cellules petites à cytoplasme peu abondant, à noyau clair, réparties sur plusieurs rangées au bord de la lumière du tube : les **spermatides** (*n* chromosomes, *q* ADN) ;

— cellules à noyau petit, allongé et foncé ; à ces cellules correspond le chevelu de flagelles visible dans la lumière du tube : ce sont les **spermatozoïdes** (*n* chromosomes, *q* ADN).

A la naissance, tous ces types cellulaires n'existent pas ; il n'y a que des cellules primordiales appelées **gonocytes.** La **puberté** est précisément le moment où commence la spermatogenèse : les gonocytes se transforment en spermatogonies... spermatocytes, etc. Extérieurement, la puberté se manifeste par l'apparition progressive des caractères sexuels secondaires.

Chez l'homme il faut entendre par là : pilosité au niveau du pubis, des aisselles, poils au-dessus de la lèvre supérieure, sur les joues, le menton (puberté vient du latin *pubes* : le poil, la barbe), modification de la voix (mue), étoffement de la musculature. A partir de cette période, qui commence vers l'âge de 12 à 14 ans, la fabrication des spermatozoïdes est **continue.** Des spermatogonies aux spermatozoïdes, il faut 74 jours ; de la puberté à la sénescence, on estime que les testicules produisent 1 000 milliards de spermatozoïdes.

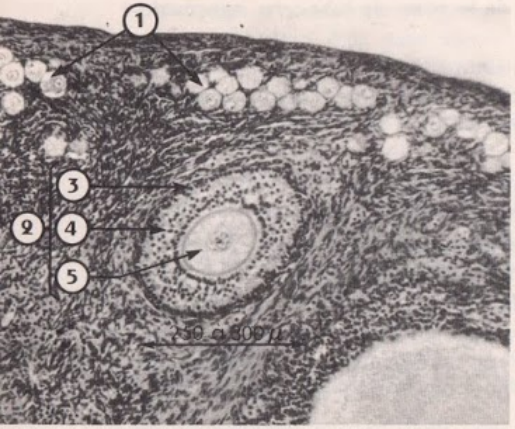
Le spermatozoïde est une cellule **mobile,** décrite au chapitre précédent (chap. 13, fig. 1 B, 2 B et 6). Il acquiert sa mobilité au cours de son passage dans l'épididyme et le canal déférent. A son émission, il baigne dans le liquide spermatique composé de protéines, d'acide citrique, de fructose et de sels minéraux.

B - EXAMEN DE PRÉPARATIONS MICROSCOPIQUES D'OVAIRES

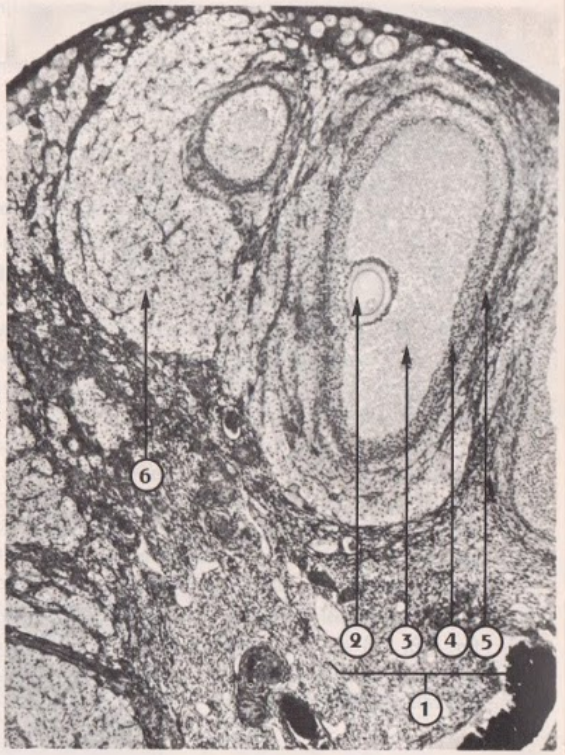
Une coupe d'ovaire observée à un très faible grossissement (× 10) montre deux zones, la **zone corticale** riche en amas cellulaires sphériques, les **follicules,** de taille variable, entourés de tissu conjonctif dense, **la zone médullaire,** formée de tissu conjonctif moins dense et très riche en vaisseaux sanguins.

La différence de taille des follicules vient du fait qu'ils sont à un stade d'évolution plus ou moins avancé. Au faible grossissement du microscope (fig. 8), les follicules les plus petits (25 μ en moyenne chez la Chatte), et aussi les plus nombreux, apparaissent formés d'une grosse cellule centrale, l'**ovocyte I,** entourée de quelques cellules disposées en couronne, mais difficiles à distinguer. Il s'agit d'un **follicule primordial.** L'augmentation de diamètre (200 μ environ) provient d'un accroissement de l'ovocyte et d'une multiplication des cellules bordantes disposées alors en plusieurs couches, les **cellules folliculaires.** Les éléments du tissu conjonctif s'orientent de manière concentrique autour du follicule, dit **follicule jeune.** Puis une cavité folliculaire apparaît (fig. 9).

Le troisième stade (fig. 9 et 10) correspond au stade **follicule mûr,** ou follicule de **De Graaf.** Il y a eu accroissement de taille (1 mm chez la chatte, 1,5 cm chez la femme).



Clichés Saucet



× 100

× 60

FIG. 8. - *Ovaire de Chatte. Coupe transversale, région périphérique.* 1. *Ovocytes, follicules primordiaux.* 2. *Follicule jeune.* 3. *Thèque externe.* 4. *Cellules folliculaires.* 5. *Ovocyte.*

FIG. 9. - *Ovaire de Chatte. Follicule mûr et corps jaune.* 1. *Follicule de De Graaf.* 2. *Ovocyte.* 3. *Cavité folliculaire.* 4. *Granulosa.* 5. *Thèques.* 6. *Cellules lutéiniques du corps jaune.*

Les cellules folliculaires se sont multipliées et forment une couche granuleuse : la **granulosa.** Au centre, une cavité en forme de croissant, où fait saillie une protubérance de la granulosa portant l'ovocyte, renferme un liquide sécrété par les cellules folliculaires : le **liquide folliculaire.** A la périphérie, le tissu conjonctif, disposé en lamelles concentriques, donne les **thèques** (thèque interne dense, thèque externe plus lâche).

Il est parfois possible d'observer dans la zone corticale de l'ovaire une masse sphérique de cellules volumineuses, les **cellules lutéiniques,** contenant un pigment jaune, la lutéine, qui a valu le nom de **corps jaune** à cette différenciation. Le corps jaune provient d'un follicule mûr qui a éclaté pour libérer l'ovocyte et s'est vidé de son contenu liquide (fig. 9 et 10). Les cellules folliculaires demeurées en place se multiplient, augmentent de volume, envahissent la cavité et se transforment en cellules lutéiniques. Les thèques prolifèrent et la thèque interne, en particulier, pénètre dans ce qui était la granulosa.

Le corps jaune évolue différemment selon qu'il y a eu ou non fécondation. Tôt ou tard, il dégénère en laissant sur l'ovaire une cicatrice.

Au début de leur formation, les ovaires renferment des cellules primordiales appelées gonocytes, semblables aux cellules observables dans les testicules très jeunes. Les gonocytes donnent des **ovogonies** (2*n* chromosomes, 2*q* ADN) qui se multiplient par mitose. **Chez les Mammifères, cette phase de multiplication se limite au début de la vie embryonnaire.** Toujours pendant la vie embryonnaire, les ovogonies s'accroissent considérablement (voir p. 235), pour former des **ovocytes I** chez lesquels la méïose est amorcée (2*n* chromosomes, 4*q* ADN). Ces cellules n'évoluent plus ; **avant la naissance, tout le stock d'ovocytes est constitué.**

Chez la femme, on estime le stock d'ovocytes à 7 000 000 au 5e mois de la vie embryonnaire. Beaucoup vont dégénérer et, à la naissance, il en reste environ 2 000 000. La dégéné-

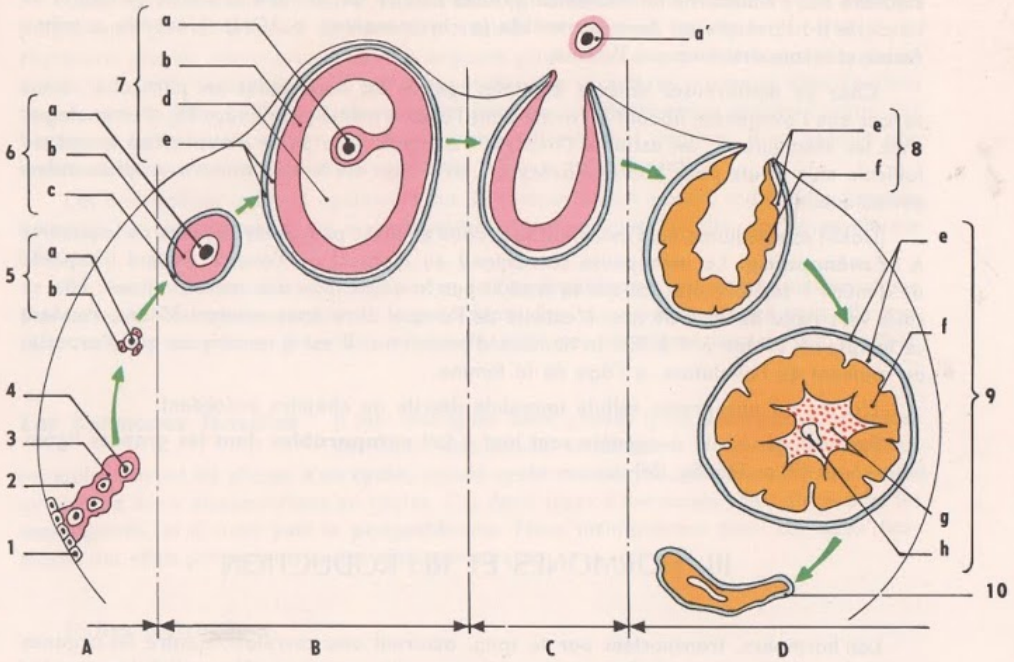


FIG. 10. - *Schéma résumant la formation des ovocytes et les principales phases de l'évolution des follicules (cycle œstral).* 1. *Épithélium germinatif.* 2. *Conjonctif ovarien.* 3. *Cordon cellulaire de Pflüger.* 4. *Ovogonie (2 n).* 5. *Follicule primordial.* 6. *Follicule jeune.* 7. *Follicule mûr de De Graaf.* 8. *Follicule se transformant en corps jaune.* 9. *Corps jaune périodique.* 10. *Corps jaune atrophié.*
a. *Ovocyte* I (2n). a′ *Ovocyte* II (n). b. *Cellules folliculaires.* c. *Thèque externe.* d. *Cavité folliculaire.* e. *Thèques interne et externe.* f. *Cellules lutéiniques.* g. *Conjonctif avec vaisseaux sanguins.* h. *Reste de la cavité.* A. *Multiplication des ovogonies, formation des follicules primordiaux ; ces phénomènes se déroulent au cours de la vie fœtale.* B. *Phase de maturation folliculaire.* C. *Ovulation.* D. *Phase lutéinique. Les phases* B, C, D *se déroulent de la puberté jusqu'à la ménopause.*

rescence se poursuit (300 000 à 7 ans) et il faut attendre la puberté pour que l'évolution de l'ovocyte reprenne. En effet, la puberté correspond au premier éclatement d'un follicule mûr et peut s'accompagner de l'apparition de la première menstruation ou règles (voir p. 252). En fait, comme chez le garçon, des modifications extérieures annoncent progressivement cet événement et s'accentuent dans les années qui suivent ; ce sont les caractères sexuels secondaires : développement des seins, pilosité au niveau du pubis et des aisselles, affinement de la taille. Le plus souvent la puberté survient entre 11 et 14 ans.

Périodiquement, un ovocyte est « pondu » par l'ovaire. Il poursuit alors son évolution dans les trompes et donne naissance à un **ovocyte II** (*n* chromosomes, 2*q* ADN) et à une petite cellule, appelée premier **globule polaire,** qui élimine la moitié des chromosomes et la moitié de l'ADN de l'ovocyte I. Si l'ovocyte II rencontre un spermatozoïde, la méïose s'achève par l'émission d'un deuxième globule polaire qui élimine la moitié de l'ADN de l'ovocyte II ; l'ovocyte est devenu **ovotide** (*n* chromosomes, *q* ADN). L'ovotide a même forme et même structure que **l'ovule.**

Chez de nombreuses espèces animales, parmi les Invertébrés en particulier, nous savons que l'ovogenèse aboutit à l'ovule dans l'ovaire même (voir chap. 13). Par analogie, chez les Mammifères, on assimile l'ovocyte I à l'ovule ; on parle d'**ovulation** quand un follicule mûr éclate pour libérer l'ovocyte. L'ovulation est le plus souvent un phénomène périodique.

Dans l'espèce humaine, l'ovulation se produit en principe tous les 28 jours, de la puberté à la **ménopause.** La ménopause correspond au moment où l'ovaire devient incapable de « mûrir » ses follicules, ce qui se traduit par la disparition des menstruations. Elle se situe vers l'âge de 45 à 50 ans. L'activité de l'ovaire dure donc environ 35 ans. Pendant ce temps, on évalue à 4 à 500 le nombre d'ovulations. Il est à remarquer que l'ovocyte, au moment de l'ovulation, a l'âge de la femme.

L'ovule est une grosse cellule immobile décrite au chapitre précédent.

Spermatogenèse et ovogenèse sont tout à fait **comparables** dans les grandes lignes (voir chap. 13, p. 235, fig. 24).

III. HORMONES ET REPRODUCTION

Les hormones, transportées par le sang, assurent une corrélation entre les organes et coordonnent leur activité. Dans la reproduction, elles jouent un rôle capital. Les glandes génitales sécrètent les hormones sexuelles, mais l'hypophyse agit sur ces mêmes glandes, et cela de manière cyclique, au moins chez la femelle.

A - LES HORMONES SEXUELLES

Elles sont de deux types : hormones mâles et hormones femelles.

Les hormones mâles ou androgènes

Plusieurs hormones ont pu être isolées, mais la plus active est la **testostérone.** Elle est synthétisée par les cellules interstitielles du testicule dès la vie embryonnaire. Extraite de testicules de taureau et identifiée en 1935, la testostérone est dosée par différents moyens, en particulier par son action sur la crête du chapon, facile à mesurer, et sur les vésicules séminales de rats castrés. Ces méthodes font ressortir le rôle de l'hormone; elle tient sous sa dépendance la croissance et le développement des voies génitales et des glandes annexes, elle fait apparaître et entretient les caractères sexuels secondaires. L'absence de testostérone a pour conséquence des troubles métaboliques avec tendance à l'adiposité (la castration est pratiquée chez les animaux domestiques à des fins d'engraissement). La croissance squelettique et musculaire qui accompagne la puberté indique sans doute un rôle dans le métabolisme des protides.

Chez l'animal, avant la puberté, la castration entraîne l'évolution vers un type « neutre » (infantilisme génital, absence de caractères sexuels secondaires) ; après la puberté, il y a régression plus ou moins prononcée des organes génitaux et des caractères sexuels secondaires. La greffe testiculaire, qui fait réapparaître les caractères normaux chez l'animal castré, montre bien qu'il s'agit d'une action hormonale. Mentionnons encore l'action des hormones testiculaires sur les femelles ; quand celles-ci sont castrées, il se produit une inversion des caractères sexuels secondaires : il y a masculinisation.

Les androgènes agissent également sur le comportement sexuel, mais, dans l'espèce humaine, ce comportement est normal après castration chez l'adulte, car le psychisme intervient.

En plus de la testostérone, il faut parler de l'**androstérone**, qui est considérée comme une forme d'élimination urinaire de la précédente. Son activité est moindre mais elle possède toutefois les mêmes propriétés (développement des caractères sexuels secondaires).

Les hormones femelles

Il faut distinguer deux grands types d'hormones, sécrétées de façon discontinue et alternée, dans des proportions variables suivant les phases d'un **cycle,** appelé **cycle menstruel,** correspondant au temps qui sépare deux menstruations ou règles. Ces deux types d'hormones sont, d'une part les **œstrogènes,** et d'autre part la **progestérone.** Nous distinguerons pour ces deux hormones des effets permanents et des effets périodiques.

1° Les œstrogènes.

En 1924, on extrait du liquide folliculaire une substance qui provoque des modifications au niveau des voies génitales femelles (modifications décrites plus loin). On donne à cette substance le nom de **folliculine.** Depuis, on a isolé trois hormones principales : **l'œstradiol, l'œstrone** et **l'œstriol.**

Ces hormones sont produites par les cellules thécales et par la granulosa. Leurs effets permanents sont mis en évidence par les expériences d'ablation d'ovaires réalisées sur les animaux. Avant la puberté, cette ablation a pour conséquence un infantilisme génital (les organes génitaux ne se développent pas) et la non-apparition des caractères sexuels secondaires (les glandes mammaires ne se développent pas). Chez l'adulte, elle entraîne

la régression des voies génitales et des glandes mammaires. Ces troubles disparaissent avec la greffe ; il y a bien action hormonale.

Périodiquement, les œstrogènes induisent l'**œstrus,** c'est-à-dire provoquent des modifications morphologiques et physiologiques : au niveau de l'utérus (fig. 13), la muqueuse, ou endomètre, s'accroît, s'épaissit, se congestionne et les glandes s'hypertrophient ; il y a sécrétion de mucus cervical par le col utérin ; la muqueuse vaginale s'épaissit et les glandes mammaires s'hypertrophient ; les caractères sexuels secondaires et l'instinct sexuel s'accentuent chez les animaux.

2° La progestérone.

L'œstrus cesse avec l'ovulation. Le follicule rompu se transforme en corps jaune qui va sécréter une hormone, la **progestérone,** prolongeant l'action de l'hormone folliculaire. Cette substance, qui provoque le **postœstrus,** a été isolée en 1934. Le terme de progestérone indique déjà que l'hormone conditionne la **gestation.** Pour cela, elle agit sur la muqueuse utérine (fig. 13) qui continue de s'hypertrophier et se charge de glycogène; les glandes prolifèrent, deviennent flexueuses, dilatées « en dentelle », et leur sécrétion favorise la fixation de l'ovule fécondé ; la musculeuse est en quelque sorte paralysée (il y a arrêt des contractions) pour permettre la fixation d'un œuf éventuel. Un véritable « nid » se trouve constitué. La sécrétion du mucus cervical s'épaissit et devient un obstacle à une pénétration des spermatozoïdes ; la muqueuse vaginale s'épaissit encore, se « kératinise »*. Dans l'espèce humaine, la température de base de l'organisme passe souvent de 36,6° à 37,2°. Si l'ovule n'est pas fécondé, le « nid » se désagrège d'où, chez la femme, une hémorragie appelée menstruation ou règles ; la progestérone a donc entraîné des modifications de courte durée, modifications périodiques. Si, au contraire, un œuf s'implante dans la muqueuse, la progestérone continue d'agir pendant la gestation : la protection du fœtus est assurée, les glandes mammaires se développent, l'œstrus et l'ovulation sont suspendus.

B - LES HORMONES HYPOPHYSAIRES ET LA REPRODUCTION

La production des hormones sexuelles est contrôlée par une glande hormonale : la glande pituitaire ou **hypophyse.**

L'hypophyse C'est un organe de forme ovale qui pèse 0,6 g en moyenne chez l'Homme. Il est appendu par un pédoncule, la tige pituitaire, à la face inférieure de l'encéphale (voir chap. 2), au niveau du troisième ventricule (fig. 11) et se trouve en relation étroite avec le système nerveux; la région située immédiatement au-dessus de l'hypophyse est l'hypothalamus. L'origine embryologique de cette glande est double : évagination du plafond du pharynx pour le lobe antérieur, évagination du plancher du troisième ventricule pour le lobe postérieur. Un lobe intermédiaire est plus ou moins développé suivant les espèces. Seul le lobe antérieur, ou **anté-hypophyse,** formé de cellules glandulaires de différents types, intéresse la reproduction. Toutefois une hormone du lobe postérieur intervient au moment de l'accouchement (voir p. 261). Parmi les nombreux troubles consécutifs à l'ablation de l'hypophyse, les troubles génitaux sont les plus apparents : arrêt du développement des organes génitaux chez le jeune, atrophie chez l'adulte; absence ou régression des caractères sexuels secondaires.

* La kératine est une substance protéique imperméable à l'eau, qui se trouve, par exemple, dans la couche superficielle de l'épiderme, appelée couche cornée.

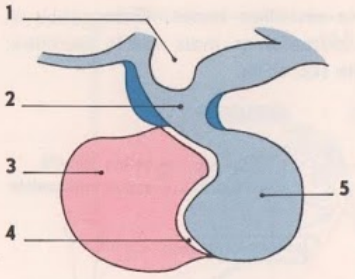


FIG. 11. - *Coupe schématique de l'hypophyse. 1. Troisième ventricule. 2. Tige pituitaire. 3. Lobe antérieur. 4. Lobe intermédiaire. 5. Lobe postérieur.*

Hormones hypophysaires intéressant la reproduction

On a dit que l'hypophyse était « le grand chef d'orchestre du concert des glandes endocrines ». L'hypophyse agit, par exemple, sur les caractères sexuels secondaires, mais elle est inefficace si les animaux sont castrés. Elle ne fait donc que stimuler les glandes génitales ; les hormones sécrétées sont des **gonado-stimulines :** la folliculostimuline, l'hormone lutéinisante, l'hormone lutéotrophique. Ces noms se rapportent aux effets chez la femelle, mais ces hormones existent chez les deux sexes.

1° La folliculostimuline (F.S.H.)*.

Chez la femme, cette hormone stimule le follicule ovarien. Elle provoque sa croissance, sa maturité, et active la sécrétion d'œstrogènes. Chez l'homme, le développement des testicules et la spermatogenèse sont activés. Notons tout de suite que la grande production d'œstrogènes ou d'androgènes inhibe la production de folliculostimuline.

2° L'hormone lutéinisante (L.H.)*.

Chez la femme, l'hormone lutéinisante provoque l'ovulation et la transformation du follicule rompu en corps jaune. On pense que c'est la même hormone qui, si besoin est, entretient la sécrétion de progestérone par ce dernier ; elle est alors appelée hormone **lutéotrophique (L.T.H.)*.** Elle agit enfin sur le développement des glandes mammaires, d'autant plus longtemps que le corps jaune persiste.

Chez le mâle, l'hormone lutéinisante stimule la production de testostérone par les cellules interstitielles.

Il y a interaction hypophyse-ovaire en ce sens qu'une abondante sécrétion par le corps jaune inhibe la sécrétion par l'hypophyse et inversement.

* **F.S.H., L.H., L.T.H.** : sigles internationaux, dans l'ordre, de la folliculostimuline, de l'hormone lutéinisante et de l'hormone lutéotrophique.

Chez les Mammifères, à la reproduction est liée la sécrétion lactée. Œstrogènes et progestérone provoquent le développement des glandes mammaires, mais non la sécrétion lactée. Nous envisagerons plus loin le mécanisme de cette sécrétion.

C - ACTION HORMONALE ET CYCLES SEXUELS

Résumé de l'action hormonale chez le mâle (fig. 12)

Les spermatozoïdes sont produits de manière continue à partir de la puberté : il n'y a pas de cycles sexuels. Pour ce qui est de l'action hormonale, trois niveaux sont à considérer :

— L'hypophyse, agissant sur les deux parties du testicule (tubes spermatiques, cellules interstitielles) par l'intermédiaire de la folliculostimuline et de l'hormone lutéinisante.

— Les testicules, produisant les spermatozoïdes et sécrétant la testostérone, capable d'influer sur la sécrétion des hormones hypophysaires.

— Les effecteurs, représentés par les organes génitaux et les caractères sexuels secondaires.

Il existe une interaction hormonale : la sécrétion de l'hypophyse retentit sur la sécrétion des testicules et réciproquement.

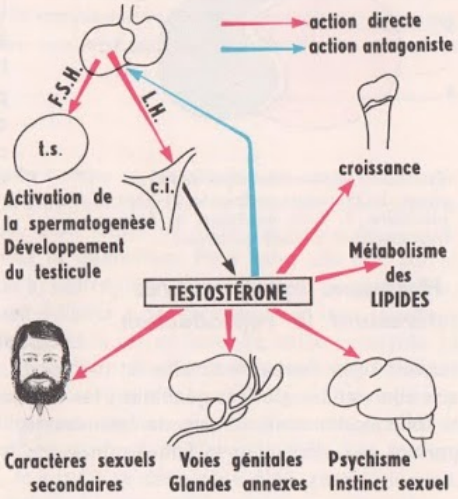


FIG. 12. - *Schéma résumant l'action des hormones mâles.* t. s. : *tubes spermatiques ;* c. i. : *cellules interstitielles.* F.S.H., L.H. : voir note p. 253.

Cycles sexuels chez la femelle

Nous savons déjà que bien avant la naissance les ovaires du fœtus sont riches en follicules primordiaux. Beaucoup se sont résorbés avant la puberté; certains vont arriver à maturité au cours de la vie génitale, la plupart vont dégénérer avec l'âge; on parle de **cycle ovarien.**

Les sécrétions hormonales au niveau de l'ovaire déclenchent deux séries de phénomènes successifs déjà décrits : l'œstrus et le postœstrus, séparés par l'ovulation. Il existe une véritable périodicité : c'est le **cycle menstruel** ou **œstral.** La cadence des cycles œstraux varie selon les espèces (4 à 5 jours chez la souris, 28 jours en moyenne chez la femme). Des intervalles plus ou moins longs de repos complet peuvent séparer les cycles ; c'est ainsi que la chatte n'a que deux cycles par an.

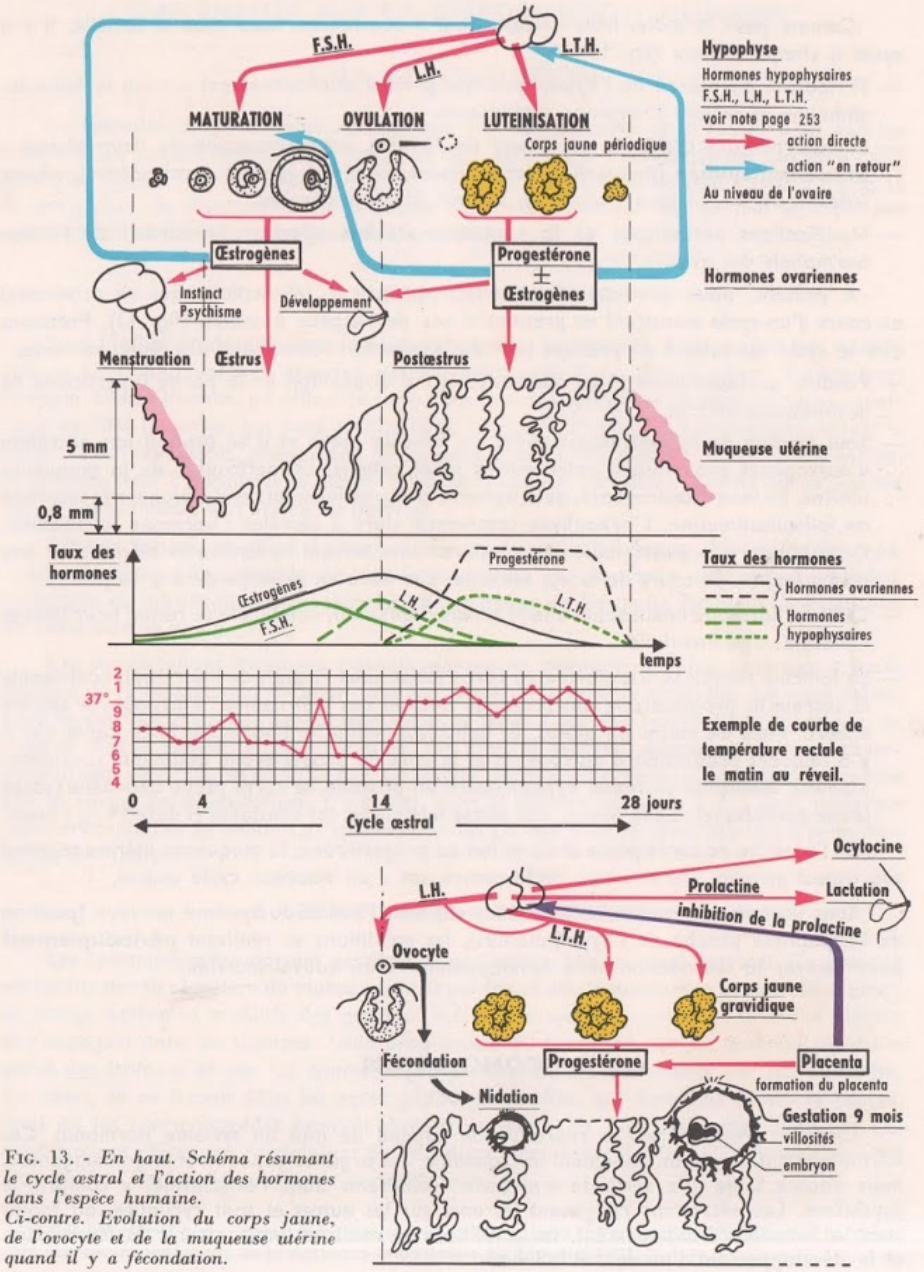


FIG. 13. - *En haut. Schéma résumant le cycle œstral et l'action des hormones dans l'espèce humaine.*
Ci-contre. Evolution du corps jaune, de l'ovocyte et de la muqueuse utérine quand il y a fécondation.

Comme pour le mâle, trois niveaux sont à considérer, mais chez la femelle, il y a cycle à chaque niveau (fig. 13) :

— Périodicité au niveau de l'hypophyse, qui produit alternativement surtout la folliculostimuline et surtout l'hormone lutéinisante.

— Transformations cycliques au niveau de l'ovaire, avec succession de deux phases : **phase folliculaire** (maturation des follicules, sécrétion surtout d'œstrogènes), **phase lutéinique** (corps jaune, sécrétion surtout de progestérone).

— Modifications périodiques de la muqueuse utérine, effecteur primordial de l'action hormonale des ovaires.

A présent, nous pouvons résumer les actions et interactions qui se produisent au cours d'un cycle menstruel en prenant le cas de l'espèce humaine (fig. 13). Précisons que le cycle est calculé du premier jour des règles au premier jour des règles suivantes :

— Pendant quelques jours (4 en moyenne), il y a disparition de la partie superficielle de la muqueuse utérine.

— Sous l'action de la folliculostimuline, un follicule mûrit et il se produit une sécrétion d'œstrogènes provoquant, entre autres modifications, l'hypertrophie de la muqueuse utérine. Le taux d'œstrogènes, qui augmente progressivement, tend à bloquer la sécrétion de folliculostimuline. L'hypophyse commence alors à sécréter l'hormone lutéinisante. Cette phase, dite phase folliculaire, est variable suivant la femme et même chez une même femme au cours de la vie sexuelle. Elle dure en principe de 8 à 10 jours.

— Quand l'hormone lutéinisante atteint un taux maximal, le follicule se rompt pour libérer l'ovocyte; c'est l'ovulation.

— Le follicule rompu se transforme en corps jaune sous l'action de l'hormone lutéinisante et sécrète la progestérone qui prolonge l'action des œstrogènes. L'hypophyse sécrète encore, mais de moins en moins, la folliculostimuline et l'hormone lutéinisante, car il y a toujours production d'œstrogènes et le taux de progestérone augmente considérablement. Bientôt la sécrétion hypophysaire est bloquée, le corps jaune dégénère (corps jaune périodique). Cette phase, dite phase lutéinique, est constante et dure 14 ± 1 jours.

En l'absence de corps jaune et de ce fait de progestérone, la muqueuse utérine reprend son aspect primitif. Un nouveau cycle commence : un nouveau cycle œstral.

Sous l'action d'hormones et indirectement sous l'action du système nerveux (position de l'hypophyse proche de l'hypothalamus), les conditions se réalisent **périodiquement** pour assurer la fécondation et le développement d'un nouvel individu.

CONCLUSION

Chez les Mammifères, la reproduction dépend de tout un système hormonal. Ces hormones contrôlent non seulement la croissance des organes génitaux et la gamétogenèse, mais encore toute une série de « niveaux » différents dans l'organisme, y compris le psychisme. Les sécrétions réagissent les unes sur les autres et sont cycliques, du moins chez la femelle. Périodiquement, les conditions se réalisent pour assurer la fécondation et le développement d'un nouvel individu.

COMPLÉMENTS SUR LA REPRODUCTION HUMAINE*

I. LA FÉCONDATION

La fécondation est toujours caractérisée par la rencontre et la fusion d'un gamète mâle et d'un gamète femelle. Il se forme un œuf, cellule à 2 *n* chromosomes qui est à l'origine d'un nouvel individu (voir chap. 13). Chez les Mammifères et dans l'espèce humaine en particulier, la fécondation est précédée par l'accouplement, qui permet le dépôt des spermatozoïdes dans les voies génitales femelles.

A - LE RAPPORT SEXUEL

Sous l'influence de différents facteurs, physiques, psychiques, il se produit des modifications physiologiques de l'appareil génital intéressant d'une part le pénis, d'autre part le vagin. Chez l'homme, un afflux de sang dans le corps spongieux et dans les corps caverneux modifie la verge, qui perd sa flaccidité, se gonfle, s'allonge et se redresse devant le pubis ; c'est l'**érection,** phénomène qui dépend d'un centre médullaire. En même temps, le prépuce tend à découvrir le gland. Pendant l'érection, l'émission d'urine est impossible car la partie initiale de l'urètre est obturée.

Chez la femme, un afflux de sang au niveau du vagin provoque, dans sa partie supérieure, l'émission d'un liquide de lubrification alors que la partie inférieure se rétrécit. Le liquide de lubrification et la sécrétion des glandes de Bartholin facilitent l'introduction du pénis dans le vagin.

Ces modifications localisées s'accompagnent de phénomènes plus généraux : accélération de la respiration, du pouls, augmentation de la tension artérielle. Le point culminant de ces modifications, appelé **orgasme,** se traduit par des contractions rythmiques de l'utérus chez la femme, et chez l'homme, des muscles profonds attachant les corps caverneux et spongieux sur les os du bassin. Le résultat de ces contractions est l'émission de sperme par la verge, ou **éjaculation.** L'éjaculat, dont le volume varie de 3 à 5 cm^3, renferme plusieurs centaines de millions de spermatozoïdes qui sont déposés dans le vagin à proximité du col de l'utérus.

B - RENCONTRE DES GAMÈTES

Les spermatozoïdes doivent pénétrer dans l'utérus par le canal cervical. Ce passage est facilité par la sécrétion du mucus cervical par le col utérin pendant la phase folliculaire ; ce mucus **active** la mobilité des gamètes mâles. Ceux-ci arrivent dans la cavité utérine et s'engagent dans les trompes. Leur progression est favorisée par les contractions de la paroi des trompes et par les courants que provoquent les battements des cils vibratiles. Au cours de ce transit dans les voies génitales femelles, qui demande plusieurs heures, mais où les spermatozoïdes peuvent vivre trois jours, les gamètes mâles subissent des modifications chimiques (dissolution d'une pellicule protectrice) et acquièrent leur pouvoir fécondant : c'est le phénomène de **capacitation.**

* Ces compléments ne peuvent faire l'objet d'une interrogation à l'examen du baccalauréat. Ils répondent aux recommandations de la circulaire ministérielle du 23 juillet 1973.

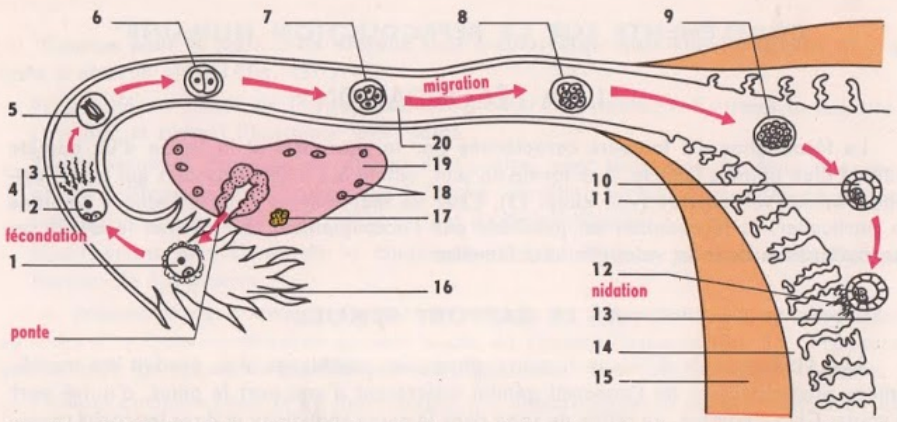


FIG. 14. - *De la fécondation à la nidation.* 1. *Ovocyte de deuxième ordre (« ovule ») et globule polaire.* 2. *Ovotide et globules polaires.* 3. *Spermatozoïdes.* 4. *Rencontre des gamètes et fécondation.* 5. *Première division.* 6. *Stade deux cellules.* 7. *Stade quatre cellules.* 8. *Stade huit cellules.* 9. *Stade* n *cellules.* 10. *Cavité.* 11. *Bouton embryonnaire.* 12. *Villosités et nidation.* 13. *Utérus.* 14. *Muqueuse utérine.* 15. *Muscle utérin.* 16. *Pavillon.* 17. *Corps jaune dégénéré.* 18. *Ovocytes, follicules primordiaux.* 19. *Ovaire.* 20. *Oviducte.*

La rupture d'un follicule mûr a libéré un ovocyte. Il se produit une véritable aspiration par les trompes ; comme les spermatozoïdes, l'ovocyte subit des actions enzymatiques aboutissant à la dissolution partielle d'une couche cellulaire provenant du follicule. L'ovocyte peut survivre 48 heures environ.

C - FUSION DES GAMÈTES

Quelques centaines de spermatozoïdes seulement arrivent au lieu de rencontre avec l'ovocyte, **dans le tiers supérieur des trompes** (fig. 14). Il se produit là une succession de phénomènes déjà décrits au chapitre précédent : attraction des spermatozoïdes, pénétration d'un seul d'entre eux dans l'ovocyte, réveil physiologique du gamète femelle, fusion des noyaux.

D - PROBABILITÉS DE LA FÉCONDATION

La fécondation est un phénomène complexe qui pour se réaliser exige la réunion de nombreux facteurs. Il est bien évident qu'il faut des spermatozoïdes et un ovule, donc que la gamétogenèse se déroule normalement ; de plus, ces gamètes doivent pouvoir se rencontrer dans les meilleurs délais.

Facteurs intéressant la gamétogenèse

1° Chez l'homme.

Pour que les gonocytes ne dégénèrent pas, les testicules doivent avoir migré dans les bourses. Il faut aussi que les gamètes soient produits en **quantité suffisante.** Le pouvoir fécondant est lié, en effet, à la concentration du sperme en spermatozoïdes (10^8 à 2.10^8 spermatozoïdes par cm^3). Cette forte concentration compense les pertes considérables en spermatozoïdes qui se produisent durant le trajet vagin-tiers supérieur des trompes. Des **malformations spermatiques** sont fréquentes (deux têtes, deux queues, tête énorme...); elles ne doivent pas dépasser 30 % des cellules reproductrices. Des **anomalies chromosomiques,** ou une quantité d'ADN insuffisante, entraînent la stérilité. Enfin, une sécrétion correcte des hormones hypophysaires, qui régularisent la spermatogenèse du point de vue qualitatif et quantitatif, est indispensable.

2° Chez la femme.

L'ovogenèse est un phénomène cyclique qui, nous l'avons vu, est sous la dépendance de tout un système hormonal. La fécondabilité dépend précisément de l'équilibre des différents types d'hormones. Un déplacement de cet équilibre peut entraîner la stérilité. La méthode contraceptive fondée sur la « pilule » (en réalité il y a plusieurs types de « pilules ») utilise la possibilité de bloquer, par des absorptions d'hormones, le déroulement des phénomènes physiologiques normaux. Nous savons que toute activité ovarienne est sous le contrôle de l'hypophyse par les gonadostimulines. En maintenant dans le sang un taux suffisant d'œstrogènes ou d'œstrogènes et de progestérone, par une absorption quotidienne de ces hormones obtenues par synthèse, il y a blocage de l'hypophyse et par conséquent blocage de l'ovulation.

Facteurs intéressant la rencontre des gamètes

Il est évident que les voies génitales doivent être intactes, chez l'homme comme chez la femme, pour que les gamètes puissent se rencontrer; une lésion ou une obturation des trompes, par exemple, empêchera le cheminement de l'ovocyte et la progression des spermatozoïdes; une ligature posée sur les trompes, ou sur les canaux déférents, entraînera une stérilité définitive.

Si les voies génitales sont fonctionnelles, il reste à envisager la mobilité des spermatozoïdes, facteur indispensable de la rencontre des gamètes. Il faut qu'ils soient déposés dans le vagin, et pour cela érection et éjaculation sont indispensables. Des maladies de la moelle épinière ou des troubles psychiques peuvent entraîner l'**impuissance** (absence d'érection). La mobilité naturelle des spermatozoïdes est activée, orientée par la sécrétion du col utérin. Si la composition de ce liquide n'est pas adéquate, il n'y aura pas progression des gamètes mâles. De faibles concentrations d'œstrogènes seraient susceptibles d'en modifier les propriétés chimiques et de rendre ainsi le col utérin imperméable aux spermatozoïdes.

Les probabilités de rencontre se trouvent réduites par le fait que le gamète femelle est « pondu » périodiquement et que la survie des cellules sexuelles est limitée.

Théoriquement, « la ponte ovulaire » se produit le 14e jour d'un cycle menstruel (fig. 13) et les probabilités de fécondation se trouvent réduites à 5 jours (3 jours avant l'ovulation, temps de survie des spermatozoïdes, plus 2 jours après l'ovulation, temps de survie de l'ovule). En réalité, les probabilités de rencontre augmentent, car il peut y avoir plusieurs ovulations pendant un cycle. Le moment précis de l'ovulation est difficile à déterminer.

Seul un dosage d'œstrogène peut le mettre en évidence à coup sûr. Nous savons toutefois que pendant la phase lutéinique, qui est constante dans le temps, il y a le plus souvent une montée thermique, qui reste cependant assez discrète. Une courbe des températures rectales prises le matin dès le réveil (fig. 13) permet de déterminer approximativement la date de l'ovulation.

Quand toutes les conditions seront remplies pour la rencontre des gamètes, la fusion ne pourra se produire que si ces cellules subissent d'ultimes modifications (capacitation).

L'œuf, résultat de la rencontre, va évoluer pour donner un nouvel être vivant, c'est la **gestation**, qui durera 9 mois.

II. LA GESTATION

Au cours d'un cycle menstruel, et sous l'action des hormones (progestérone en particulier), toutes les conditions sont réalisées pour que l'œuf puisse se fixer et se développer : paralysie de la couche musculeuse de l'utérus, hypertrophie et vascularisation de la muqueuse. S'il y a fécondation, le corps jaune ne dégénère pas (corps jaune gravidique), et pendant toute la gestation la progestérone entretient le « nid ». La fécondation s'est produite dans le tiers supérieur des trompes et le « nid » est prêt à l'intérieur de l'utérus. Il doit y avoir **migration** de l'œuf et **implantation** à ce niveau (fig. 14). Après seulement, débutera la **grossesse.** Précisons que, très tôt, le col utérin s'obture, ce qui met le fœtus à l'abri des contaminations extérieures.

A - MIGRATION ET IMPLANTATION DE L'ŒUF

Immédiatement après la fusion des noyaux des gamètes, l'œuf se divise en deux cellules, puis en quatre, en huit, etc. La membrane qui entoure l'ensemble permet l'absorption d'éléments nutritifs contenus dans la sécrétion des trompes. Sous l'action des cils et des muscles de la paroi, l'œuf migre en direction de l'utérus. Les divisions se poursuivent sans qu'il y ait augmentation de volume, ce qui empêcherait la progression. Après trois jours, c'est une masse cellulaire sphérique de 130 μ de diamètre qui arrive dans la cavité utérine.

Pendant quatre jours, l'œuf encore libre, continue de se développer et se creuse d'une cavité. Très schématiquement, on distingue alors un amas cellulaire, ou **bouton embryonnaire,** suspendu dans une cavité limitée par une couche de cellules. Ces cellules, par l'intermédiaire d'une enzyme, attaquent la muqueuse de l'utérus, ce qui permet **l'implantation de l'œuf.** Il se produit une prolifération cellulaire et ce sont bientôt des villosités qui s'enfoncent dans l'endomètre et baignent dans des « chambres » où se répand le sang maternel. Les membranes des villosités empêchent le mélange du sang de la mère et du sang du fœtus, mais sont le lieu des échanges gazeux et nutritifs : c'est l'ébauche du **placenta.**

B - LA GROSSESSE

Pendant l'implantation de l'œuf, le bouton embryonnaire donne naissance aux ébauches des différents tissus, appelées **feuillets**, et à des **annexes embryonnaires.** Ces dernières ont essentiellement un rôle protecteur et nourricier. Les plus développées en fin de grossesse sont, d'une part le placenta, et d'autre part, l'**amnios,** qui entoure une cavité remplie de liquide où baigne l'embryon ; c'est la cavité amniotique appelée couramment « poche des eaux ».

Les deux premiers mois de la grossesse sont surtout marqués par la **différenciation des tissus** et le **développement du placenta.** L'embryon acquiert sa forme ; il mesure 33 mm à 8 semaines et il est relié à l'organisme maternel par le **cordon ombilical.**

Dès le quatrième mois, tous les organes du fœtus sont constitués (fig. 1) et il va se développer progressivement pour peser environ 650 g à 6 mois et atteindre le poids moyen de 3,250 kg à la naissance.

Au terme de son développement, le fœtus quitte le corps de sa mère. Pour cela, il doit être chassé par les contractions des muscles utérins. Si l'on connaît mal le déclenchement de l'accouchement, ou **parturition,** on sait qu'une hormone sécrétée par le lobe postérieur de l'hypophyse, l'**ocytocine,** active les contractions. La poche des eaux se rompt, le col de l'utérus se dilate, la symphyse pubienne s'écarte. L'enfant est expulsé et l'accoucheur coupe le cordon ombilical entre deux ligatures ; sa cicatrice sur l'enfant est le nombril. Quelques minutes ou quelques dizaines de minutes après la naissance, le placenta et les membranes sont expulsés : c'est la **délivrance.**

Pendant la gestation, une hormone du placenta inhibait une hormone hypophysaire, la **prolactine.** Cette dernière devient efficace après la parturition, entraînant la sécrétion lactée par les glandes mammaires développées sous l'action des œstrogènes et de la progestérone.

La reproduction est une fonction biologique complexe où interviennent de très nombreux facteurs. Elle a été étudiée d'abord chez certains Invertébrés où la fécondation est externe. Chez les Mammifères, son étude est rendue délicate par le fait que la fécondation est interne et que la régulation hormonale prend une place importante. Chez l'Homme, avec l'intervention du psychisme, la reproduction, qui repose certes sur des données physiologiques chaque jour mieux connues, n'en reste pas moins un problème à l'échelle du couple.

Cl. R.-H. Noailles

FIG. 1. - *Fleur de Lis, coupe verticale. Trois étamines ont été retirées pour dégager le pistil.*

LA REPRODUCTION CHEZ LES SPERMAPHYTES

Beaucoup de Végétaux possèdent des fleurs et des graines ; on leur a donné le nom de ***Phanérogames,*** *« mariage visible », pour indiquer que la reproduction s'effectue dans un organe apparent, la fleur. La graine étant l'organe caractéristique, on préfère aujourd'hui le terme de* ***Spermaphytes,*** *« plantes à graines ». Il faut alors distinguer deux groupes : les* ***Gymnospermes,*** *« plantes à graines nues », c'est-à-dire non enfermées dans des fruits, et les* ***Angiospermes,*** *« plantes à graines enveloppées », plus précisément enfermées dans des fruits.*

Fleurs, fruits, graines sont les étapes essentielles de la reproduction.

I. LA FLEUR

Une dissection florale de Morelle noire (voir 1re D) nous a permis d'observer de la périphérie vers le centre :

— un **calice** formé de 5 sépales ;

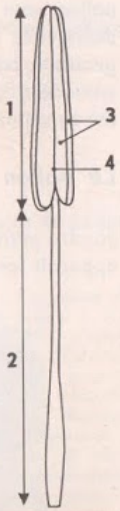
— une **corolle** composée de 5 pétales ;

— un **androcée** constitué de **5 étamines ;**

— un **gynécée,** ou **pistil,** provenant de la soudure de **2 carpelles.**

Nous laisserons de côté les enveloppes florales pour étudier en détail les pièces reproductrices : étamines et pistil. Pour faciliter manipulations et observations, nous choisirons une fleur de belle taille, le Lis par exemple, qui possède 6 pièces blanches ayant l'allure de pétales, 6 étamines et un pistil formé de 3 carpelles soudés (voir fig. 1).

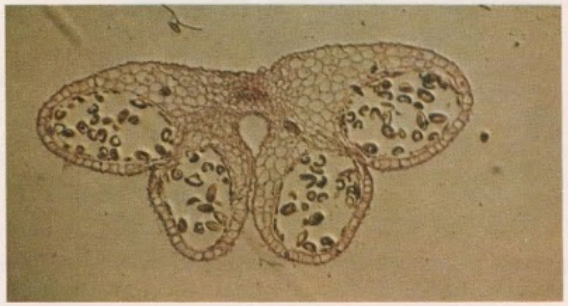
FIG. 2. - *Étamine de Lis.* 1. *Anthère.* 2. *Filet.* 3. *Sacs polliniques.* 4. *Connectif.*



A - ÉTAMINE ET POLLEN

L'étamine L'étamine présente une partie allongée, le **filet,** portant une masse renflée : l'**anthère** (fig. 2). La surface de l'anthère apparaît divisée par trois sillons longitudinaux. Le sillon médian, plus prononcé, partage l'anthère en deux loges. Une coupe transversale, même grossière (1 à 2 mm d'épaisseur), examinée « à sec » sous la loupe binoculaire, complète cette première observation. La section montre les loges de part et d'autre du prolongement du filet, ou **connectif ;** les loges sont elles-mêmes divisées en deux sacs contenant des petits grains : le **pollen.** L'anthère est donc formée de **quatre sacs polliniques.** L'anthère mûre peut se présenter ouverte suivant deux lignes longitudinales, ou **fentes de déhiscence,** orientées normalement vers l'intérieur de la fleur. L'addition d'une goutte d'eau provoque un mouvement des parois de chaque loge.

FIG. 3. - *Coupe transversale d'une anthère de Lis avant déhiscence. A l'intérieur des sacs, on voit les grains de pollen.*



Cl. M.-C. Noailles

Une coupe fine, cette fois, placée sous le microscope, précise la structure de l'anthère (fig. 3). Elle pourra présenter deux aspects suivant l'état de maturité, mais on trouve toujours un faisceau de tissus conducteurs au niveau du connectif et un épiderme périphérique. Si l'étamine est mûre (fig. 3 et 4), les sacs polliniques, occupés par les grains de

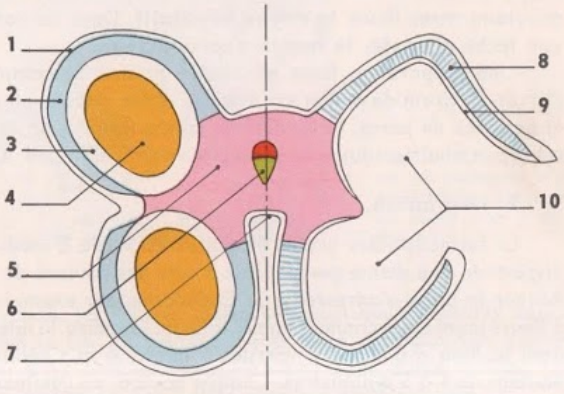
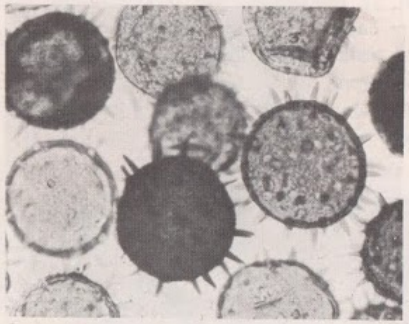


FIG. 4. - *Coupe schématique d'une anthère jeune (moitié gauche) et mûre (moitié droite).* 1. *Épiderme.* 2. *Future assise mécanique.* 3. *Assise nourricière.* 4. *Cellules mères des grains de pollen.* 5. *Parenchyme.* 6. *Faisceau libéro-ligneux.* 7. *Connectif.* 8. *Assise mécanique.* 9. *Restes de l'assise nourricière.* 10. *Sacs polliniques ouverts.*

pollen, sont limités par une couche discontinue de cellules très différenciées qui permet la déhiscence : l'**assise mécanique.** Si l'étamine est très jeune (fig. 4), à l'emplacement des grains de pollen, on voit des cellules polyédriques, les **cellules mères** des grains de pollen, entourées de cellules nourricières appelées à se résorber avec la maturité. L'assise mécanique est constituée de grandes cellules dont les parois internes ne sont pas encore épaissies.

Le pollen 1° Structure.

En secouant une étamine mûre sur une lame de verre, il en tombe une poudre jaune. Celle-ci observée « à sec » ou mieux dans une goutte d'eau sucrée à 10 %, apparaît formée de grains plus ou moins sphériques, **les grains de pollen** (fig. 5). Ils



Cl. Andreb

FIG. 5. - *Grains de pollen.*

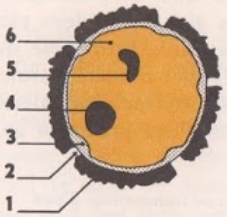


FIG. 6. - *Coupe schématique d'un grain de pollen.* 1. *Membrane externe épaisse et ornée.* 2. *Pore.* 3. *Membrane interne mince.* 4. *Noyau végétatif.* 5. *Noyau reproducteur.* 6. *Cytoplasme.*

présentent une paroi externe épaisse, parfois perforée et toujours finement ouvragée. La taille, la forme et l'ornementation des grains sont caractéristiques d'une espèce.

Si la préparation est réalisée dans une goutte d'eau (eau iodée au besoin), les grains de pollen éclatent et libèrent un contenu granuleux dans lequel on distingue une tache circulaire assez floue, **le noyau végétatif.** Dans les cas les plus favorables, on peut voir une tache allongée, **le noyau reproducteur.**

Une préparation fixée et colorée permet de compléter ces observations sommaires (fig. 6). Le grain de pollen est entouré d'une double membrane : l'externe, épaisse, ornée et perforée de pores, l'interne, très mince. Il renferme deux noyaux correspondant à deux cellules emboîtées dont les protoplasmes ne sont pas distincts l'un de l'autre.

2° Formation.

La formation des grains de pollen est facile à étudier dans la mesure où l'on a à sa disposition une plante portant côte à côte des boutons de tous âges. Pour cela, il faut abandonner le Lis et s'adresser à la Chélidoine, par exemple. C'est une plante de vieux murs, à fleurs jaunes, qui contient un suc laiteux, jaunâtre, le latex, utilisé pour détruire les verrues, d'où le nom « d'herbe à verrues » donné à la Chélidoine. La Chélidoine présente des boutons de 1 à 5 millimètres. Chaque bouton, en commençant par les plus gros, est ouvert

avec la pointe d'une épingle et les anthères sont écrasées entre lame et lamelle dans une goutte d'eau. C'est ainsi que l'on observe :

— des grains de pollen ;
— des cellules isolées à un noyau, les **microspores ;**
— des cellules à un noyau mais groupées par quatre **(tétrades) ;**
— de grosses cellules, les cellules mères des grains de pollen.

Ces dernières sont à l'origine de la lignée de cellules qui conduit aux grains de pollen.

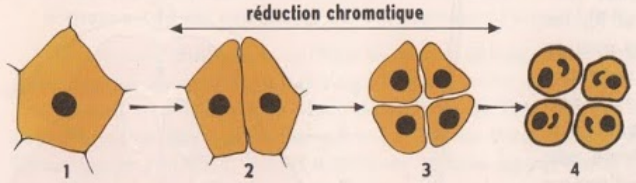


FIG. 7. - *Formation des grains de pollen.* 1. *Cellule mère à 2 n chromosomes.* 2. *Réduction chromatique, première division.* 3. *Réduction chromatique, deuxième division aboutissant à la formation de tétraspores à n chromosomes.* 4. *Grains de pollen : 2 noyaux à n chromosomes.*

Cl. Augier-Noailles

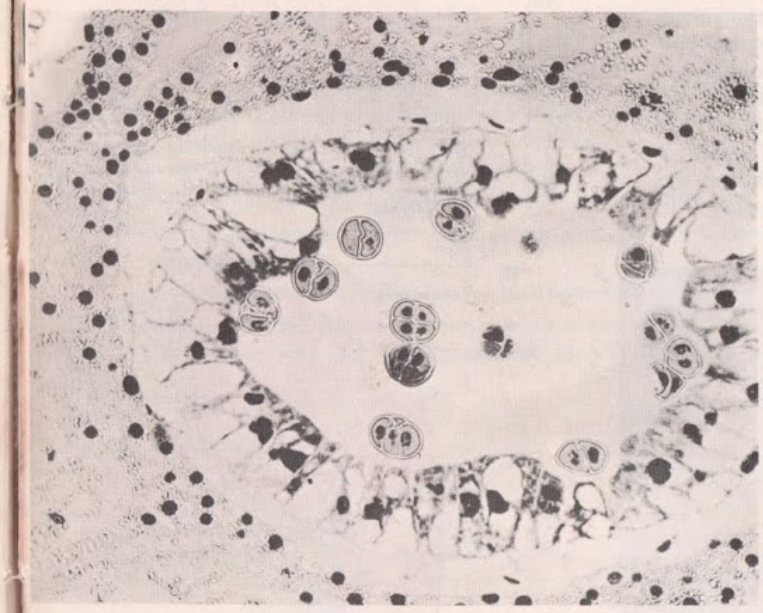


FIG. 8. - *Coupe dans un sac pollinique d'une anthère jeune. On observe les stades 2 et 3 de la figure 7.*

Au cours de cette différenciation, les cellules mères subissent deux divisions dont la première est réductionnelle (chez le Lis, les cellules mères à 24 chromosomes donnent quatre cellules, ou microspores, à 12 chromosomes). Il s'agit donc d'une méïose. Une troisième division, équationnelle, assure au grain de pollen ses deux noyaux.

B - CARPELLE ET OVULE

Le carpelle Rappelons qu'un carpelle est formé de bas en haut d'une partie renflée, l'**ovaire,** prolongée par un axe, le **style,** terminé lui-même par une région papilleuse, le **stigmate.** Cette structure très simple s'observe chez la Renoncule où les carpelles sont libres. Chez le Lis (fig. 1 et 9), les carpelles sont soudés par les ovaires et par les styles ; seuls les stigmates sont distincts et permettent de dénombrer les trois carpelles formant le pistil. Cela est d'ailleurs confirmé par une coupe faite au niveau de l'ovaire et observée à la loupe binoculaire (fig. 10). Sa section triangulaire montre trois loges renfermant chacune deux rangées de masses plus ou moins sphériques, les **ovules** attachés par un pied, ou **funicule,** à l'axe de l'ovaire formant le **placenta.** A la périphérie, se répartissent des faisceaux de tissus conducteurs.

FIG. 9. - *Pistil de Lis.* 1. *Ovaire.* 2. *Style.* 3. *Stigmate.*

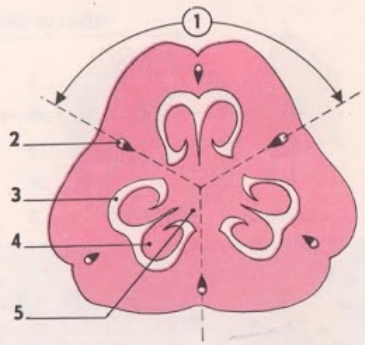


FIG. 10. - *Coupe transversale d'un ovaire de Lis.* 1. *Un carpelle.* 2. *Faisceau libéro-ligneux.* 3. *Cavité carpellaire.* 4. *Ovule.* 5. *Placenta.*

Cl. Augier-Noailles

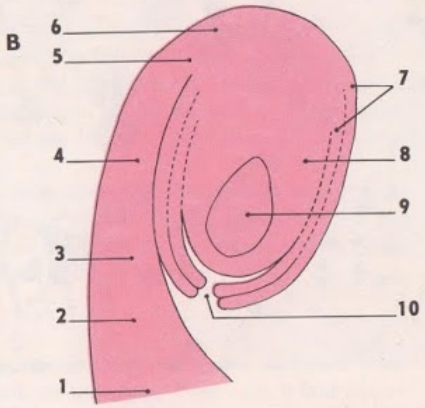


FIG. 11. - A. *Ovule de Lis, coupe longitudinale (ovule renversé).* B. *Représentation schématique d'un ovule de Lis.* 1. *Placenta.* 2. *Funicule.* 3. *Hile apparent.* 4. *Raphé.* 5. *Hile réel.* 6. *Chalaze.* 7. *Téguments.* 8. *Nucelle.* 9. *Sac embryonnaire.* 10. *Micropyle.*

L'ovule 1° Structure.

L'observation précédente donne une idée assez imprécise de l'ovule : ensemble de cellules qui apparaît déjeté sur le côté du funicule. Une préparation microscopique (fig. 11 A et 11 B) montre les différentes parties :

— Le funicule se prolonge sur le côté de l'ovule proprement dit et constitue le **raphé.** La limite funicule-raphé est appelée **hile ;**

— **Deux téguments** étroitement accolés entourent l'ovule. A une extrémité, ils sont percés d'un orifice, le **micropyle ;**

— Au centre, une masse cellulaire, le **nucelle,** abrite une grosse cellule claire accompagnée à chacune de ses extrémités de trois cellules ; l'ensemble forme **le sac embryonnaire.**

On appelle **chalaze** la surface au niveau de laquelle nucelle et téguments se confondent (pôle opposé au micropyle). Il s'agit là d'un ovule renversé.

Quand le micropyle se place dans l'axe du funicule, on a un ovule droit qui se rencontre chez la Noix et le Sarrasin. Le hile se trouve alors au voisinage de la chalaze. Dans l'ovule renversé, il faut distinguer le **hile apparent** à la limite funicule-raphé et le **hile réel** au sommet du raphé.

2° Formation.

Le sac embryonnaire représente la partie essentielle de l'ovule. Dans l'ovule jeune, il n'est formé que d'une grosse cellule située dans le nucelle au voisinage du micropyle. Cette cellule subit une première division réductionnelle suivie d'une division équationnelle ; il s'agit donc d'une méïose. On a alors quatre cellules à *n* chromosomes : les **macrospores** (fig. 12) : trois dégénèrent et la quatrième grossit. Trois nouvelles divisions font apparaître 8 noyaux répartis dans 7 cellules de la manière suivante chez le Lis :

— Vers le micropyle, et dans l'axe du sac embryonnaire, l'**oosphère** flanquée de deux **synergides ;**

— Au pôle opposé, trois cellules, les **antipodes ;**

— Au centre, une cellule à deux noyaux dits noyaux secondaires ou **noyaux du sac.** Tous les noyaux sont à ***n* chromosomes,** en particulier l'oosphère ou gamète femelle.

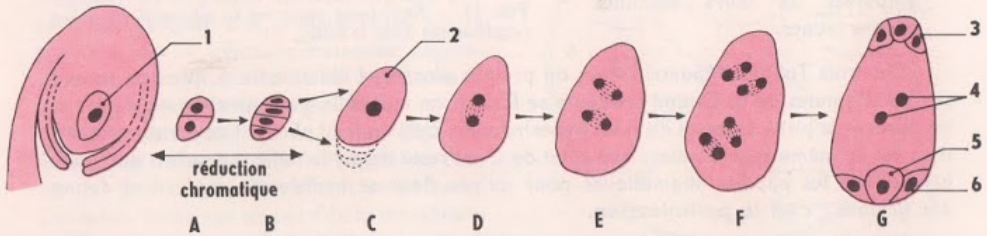


FIG. 12. - *Évolution de la cellule mère du sac embryonnaire.* A, B. *Première division (réductionnelle) et deuxième division de la cellule mère* (1). C. *La cellule du sac embryonnaire* (2), *à* n *chromosomes, grossit alors que les autres cellules dégénèrent.* D, E, F. *Première, deuxième et troisième divisions du noyau de la cellule du sac.* G. *Sac embryonnaire (*3. *Antipodes.* 4. *Noyaux du sac.* 5. *Oosphère.* 6. *Synergides).*

II. DE LA FLEUR AU FRUIT ET A LA GRAINE

Une fleur, comme chacun sait, se fane tôt ou tard. Sur la fleur de Lis par exemple, les pièces pétaloïdes se dessèchent et tombent, les étamines se flétrissent, se recroquevillent, et il ne reste bientôt que le pistil. Le pistil lui-même subit des modifications : les stigmates se ratatinent alors que l'ovaire s'hypertrophie (fig. 13) et devient **le fruit.** Une coupe transversale dans ce fruit fait apparaître des ovules gonflés qui sont en fait de **jeunes graines.** Une question se pose : quels phénomènes président à ces transformations ?

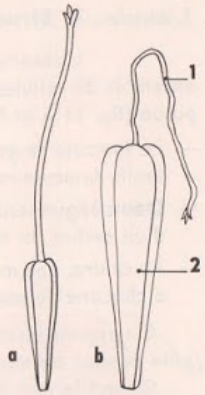


FIG. 13. - *Comparaison du pistil* (a) *et du fruit* (b) *du Lis.* 1. *Style flétri.* 2. *Ovaire hypertrophié.*

LA POLLINISATION

Observation L'examen de papilles stigmatiques à la loupe binoculaire montre fréquemment des grains de pollen. Certains même peuvent avoir émis un véritable tube en direction du style.

Expérience *(fig. 14)* Soit trois Tulipes A, B, C, en bouton :
— A est enveloppée d'un sachet de gaze très fine ;
— B et C subissent le même traitement, mais de plus elles sont amputées de leurs étamines encore jeunes.

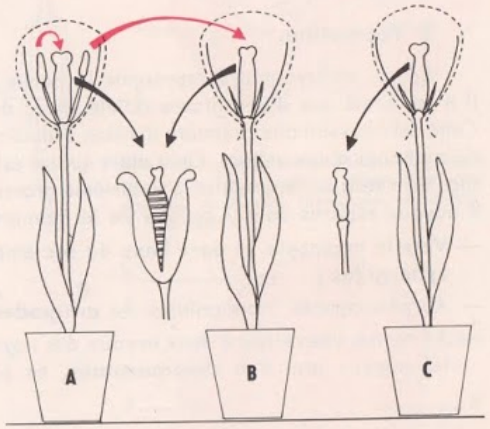


FIG. 14. - *Expérience montrant la nécessité du pollen (explications dans le texte).*

Ces trois Tulipes s'épanouissent ; on prélève alors une étamine de A que l'on secoue sur les stigmates de B. Quand les fleurs se fanent, on enlève la gaze de chacune d'elles et on observe le pistil. Le pistil de A est hypertrophié ; c'est un fruit abritant de jeunes graines. Il en est de même pour B, alors que celui de C est resté de petite taille. Le pollen doit donc arriver sur les papilles stigmatiques pour qu'une fleur se transforme en fruit et donne des graines : c'est la **pollinisation.**

La pollinisation peut être **directe,** quand les stigmates d'une fleur reçoivent du pollen de la même fleur (autopollinisation), ou **croisée,** quand les stigmates d'une fleur B reçoivent du pollen d'une fleur A. Bien que beaucoup de fleurs soient hermaphrodites, le premier mode n'est pas le plus fréquent. Souvent des incompatibilités physiologiques (maturité à

FIG. 15. - *Abeille chargée de pollen.*

Cl. M.-C. Noailles

des époques différentes des organes reproducteurs mâles et femelles) l'empêchent de se produire. La pollinisation croisée est assurée par de nombreux agents : le vent, les Insectes (fig. 15), l'Homme lui-même. De curieux dispositifs peuvent favoriser ce transport des grains de pollen.

GERMINATION DES GRAINS DE POLLEN ET FÉCONDATION

Observation Écraser dans une goutte d'eau sucrée un stigmate de fleur épanouie et observer au microscope. Le plus souvent, apparaissent des grains de pollen prolongés par un tube. Ce **tube pollinique** s'enfonce dans les tissus gélifiés dont il se nourrit, en direction de la cavité du carpelle.

Expériences

Première expérience

Préparer une solution de gélatine sucrée (2 g de gélatine et 10 g de sucre pour 100 cm³ d'eau) et la verser dans une boîte de Petri. Introduire au centre un fragment de stigmate de fleur de Lis par exemple. Secouer une anthère mûre sur le pourtour de la gélatine, humecter légèrement et abandonner la boîte 24 heures à une température ambiante de 20°.

Une observation à la loupe (fig. 16) permet de distinguer des tubes grêles, émis par les grains de pollen (tubes polliniques). Ces tubes, sortis par un pore de la membrane ou à la faveur d'une rupture de celle-ci, poussent, pour la plupart, en direction des stigmates. Les stigmates émettent donc des substances qui diffusent dans la gélatine et

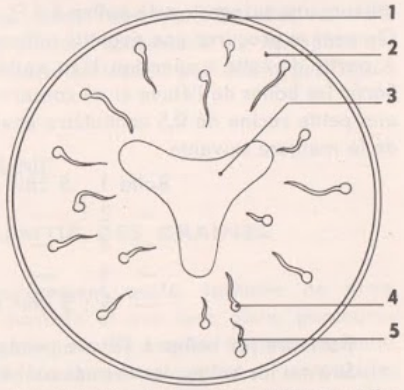


FIG. 16. *Germination des grains de pollen in vitro.* 1. *Boîte de Petri.* 2. *Gélatine sucrée.* 3. *Stigmate.* 4. *Grain de pollen.* 5. *Tube pollinique.*

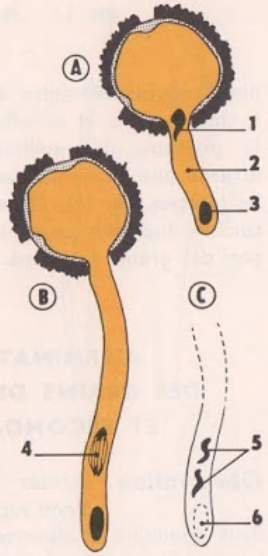


FIG. 17. - *Germination du grain de pollen.* 1. *Noyau reproducteur.* 2. *Tube pollinique.* 3. *Noyau végétatif.* 4. *Division du noyau reproducteur.* 5. *Spermatozoïdes.* 6. *Noyau végétatif dégénéré.*

qui déterminent la direction de croissance des tubes polliniques (chimiotropisme).

Cette expérience permet de réaliser un préparation microscopique intéressante.

Fixer les grains de pollen en les plaçant pendant 12 heures environ dans le mélange de Carnoy (chloroforme : 3 volumes, alcool absolu : 6 volumes, acide acétique : 1 volume). Écraser entre lame et lamelle quelques grains de pollen avec leurs tubes polliniques et laisser sécher. Faire arriver sur la préparation 15 gouttes de panchrome pur et laisser agir pendant 3 minutes (la préparation est disposée au fond d'un récipient assez plat, boîte à savon par exemple). Verser ensuite 10 cm³ d'eau distillée qui dilue le colorant et abandonner le tout pendant 20 minutes environ. Rincer à l'eau courante.

Cette méthode de coloration met les noyaux en évidence : vers l'extrémité du tube pollinique, le **noyau végétatif,** et, le long du tube, des filaments, des **chromosomes,** indiquent une division du noyau reproducteur en deux **spermatozoïdes.**

Le grain de pollen germe donc sur les stigmates et véhicule des gamètes mâles à destination du sac embryonnaire (fig. 17).

Deuxième expérience

Faire germer des graines de Cresson alénois, par exemple, sur du papier-filtre humide en les répartissant dans 5 boîtes de Petri (température : 25°, durée : 20 h). Préparer par ailleurs une suspension de pollen à 1 % : 1 gramme de pollen pour 100 cm³ d'eau distillée. On peut se procurer une quantité suffisante de pollen en secouant des chatons de Noisetier. A partir de cette suspension bien agitée, faire les dilutions à 0,1 % - 0,01 % - 0,001 %. Sortir les boîtes de l'étuve et ne conserver dans chacune d'elles que les graines présentant une petite racine de 0,5 centimètre environ. Les boîtes numérotées de 1 à 5 sont traitées de la manière suivante :

Boîte 1 : 5 cm³ de la suspension à 1 %
— 2 : — — à 0,1 %
— 3 : — — à 0,01 %
— 4 : — — à 0,001 %
— 5 : 5 cm³ d'eau distillée.

Remettre les boîtes à l'étuve pendant 24 heures et observer.

Suivant les boîtes, les racines sont très différentes quant à leur longueur. (Mesurer les racines en plaçant les graines sur du papier millimétré et faire une moyenne dans chaque boîte.) Les modifications sont d'autant plus petites que la concentration des suspensions est plus faible. Le pollen renferme donc des substances chimiques activant la croissance.

Conséquence de la germination des grains de pollen : la fécondation

Les grains de pollen arrivent au contact des stigmates. Là, ils germent et, grâce aux tubes polliniques, les spermatozoïdes sont conduits jusqu'au sac embryonnaire dans lequel ils pénètrent (fig. 18). Un spermatozoïde se rapproche du noyau de l'oosphère, s'accole contre lui et, bientôt, les deux noyaux se confondent en un seul. Un œuf, dit **œuf principal,** à **2 *n* chromosomes,** se trouve constitué. L'autre spermatozoïde se place à côté d'un des noyaux du sac tandis que le deuxième noyau du sac vient grossir le groupe. Les trois noyaux ainsi réunis se fusionnent. Un deuxième œuf, dit **œuf accessoire** ou **œuf albumen,** à **3 *n* chromosomes,** est formé. Les deux spermatozoïdes sont donc utilisés à la formation de **deux œufs.**

Tandis que synergides et antipodes dégénèrent, les deux œufs se développent pour donner la graine.

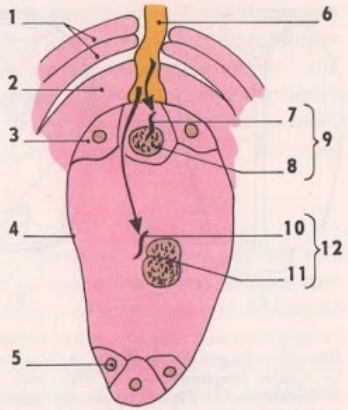


FIG. 18. - *La double fécondation.* 1. *Téguments de l'ovule.* 2. *Nucelle.* 3. *Synergides.* 4. *Sac embryonnaire.* 5. *Antipodes.* 6. *Tube pollinique.* 7. *Spermatozoïde.* 8. *Noyau de l'oosphère.* 9. *Œuf embryon (2 n chromosomes).* 10. *Spermatozoïde.* 11. *Noyaux du sac.* 12. *Œuf albumen (3 n chromosomes).*

A l'origine du fruit, il y a **deux excitations :**

— La première excitation est due au tube pollinique. Nous avons vu que les grains de pollen sont riches en substances favorisant la croissance ; ces substances provoquent l'hypertrophie de l'ovaire. Pour les fruits comestibles, la réaction peut s'étendre à d'autres parties que le pistil. Il est possible ainsi d'obtenir des fruits sans fécondation, des fruits « sans pépins », en faisant agir une solution de « substance de croissance ».

— La deuxième excitation est due au développement de l'embryon. En effet, les œufs réduits à une cellule après la fécondation se divisent activement. La multiplication cellulaire entraîne une augmentation de volume qui se traduit par une hypertrophie de l'ovaire.

III. LA GRAINE

A - STRUCTURE ET VIE RALENTIE DES GRAINES

Structure de la graine de Ricin *(fig. 19)*

Cette graine, grossièrement ovale, tachetée de brun, présente une face bombée et une face plate, parcourue par une ligne longitudinale : le **raphé.** A une extrémité, une excroissance bilobée ferme le micropyle, c'est le bouchon micropylaire ou **caroncule;** ce bouchon cache le hile apparent observé dans l'ovule.

Pour décortiquer la graine, on casse le tégument externe marbré qui se révèle épais et dur. On découvre alors un deuxième tégument blanc et mince sur lequel, à un pôle,

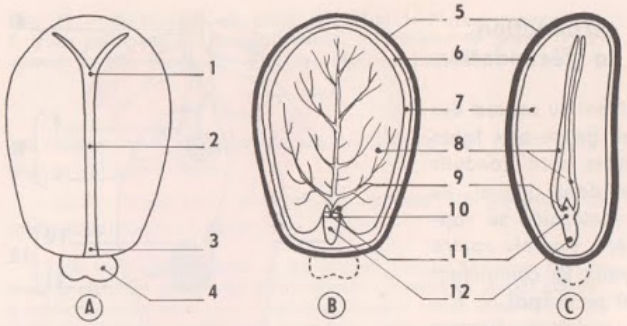


FIG. 19. - *La graine du Ricin.* A. *Face externe plate.* B. *Graine ouverte.* C. *Coupe longitudinale.* 1. *Hile réel.* 2. *Raphé.* 3. *Hile apparent.* 4. *Caroncule.* 5. *Tégument externe coloré et épais.* 6. *Tégument interne mince.* 7. *Albumen.* 8. *Cotylédon.* 9. *Gemmule.* 10. *Cicatrice du deuxième cotylédon.* 11. *Tigelle.* 12. *Radicule.*

Cl. R.-H. Noailles

FIG. 20. - *Graine de Ricin ouverte. Pour l'interprétation se reporter à la figure 19 B.*

une dépression brunâtre représente la chalaze. Le deuxième tégument adhère à la graine proprement dite mais s'enlève assez bien si la graine a été mise à tremper. Avec la pointe d'un scalpel, on amorce une coupe longitudinale ; en ouvrant ensuite avec précaution, la graine se partage facilement en deux moitiés. Sur chacune d'elles est visible une lame foliacée portant des nervures, un **cotylédon,** entouré d'un tissu blanc, l'**albumen** (fig. 20). A l'extrémité d'un cotylédon, un petit axe fusiforme présente en son milieu la cicatrice transversale du point d'attache d'un **deuxième cotylédon** plaqué sur l'autre moitié. La cicatrice correspond à la **tigelle,** l'extrémité dirigée vers le micropyle représente la **radicule,** l'extrémité opposée, la **gemmule.** Une coupe longitudinale rassemble toutes les observations : sous deux téguments, un albumen abondant entoure un embryon, plante miniature avec radicule, tigelle, gemmule, cotylédons.

Nous avons vu (chap. 11, p. 193) que la graine de Ricin possède des réserves constituées par des lipides et des protides, ces derniers se trouvant dans les grains d'aleurone.

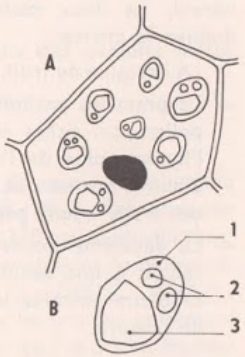


FIG. 21. - *L'albumen du Ricin, détail d'une cellule* (A) *et d'un grain d'aleurone* (B). 1. *Substance fondamentale.* 2. *Globoïdes.* 3. *Cristalloïde.*

La vie ralentie

Passage de l'ovule à la graine - Maturation de la graine.

Après la fécondation, le sac embryonnaire digère le nucelle tandis que chacun des deux œufs se divise : l'œuf principal donne l'embryon, l'œuf accessoire devient l'albumen. Dans certaines graines, le Haricot par exemple (fig. 23), les cotylédons digèrent l'albumen et se chargent de réserves qui ne sont plus alors indépendantes de la plantule ; c'est une graine **sans albumen.** Une déshydratation assez poussée

(10 % d'eau dans les graines) accompagne la maturation. L'épaississement des téguments réduit les échanges entre l'embryon et le milieu extérieur, en particulier les échanges gazeux. L'embryon se trouve placé dans des conditions de **vie ralentie.** La maturité est basée sur l'aspect de la graine ou du fruit qui la contient. C'est en fait une **maturité apparente** car, dans la plupart des cas, la graine se révèle incapable de germer, même si elle est saine et placée dans les conditions optimales qui seront précisées plus loin.

Diapause et post-maturation.

Des embryons prélevés dans l'ovule bien avant la maturité des graines peuvent être cultivés sur un milieu donné. Ils se différencient et se développent en jeunes plantes sans marquer de temps d'arrêt. Au contraire, la reprise de croissance exige souvent un certain délai si l'embryon est prélevé sur une graine apparemment mûre. Pendant la maturation apparente, l'embryon entre donc dans un état de repos, ou **diapause,** sous l'influence des tissus maternels (déshydratation, imperméabilité à l'oxygène et sans doute sécrétion). Cette diapause de maturation est commune à toutes les graines, mais elles devraient être capables de germer dès la cueillette. Si cela est vrai pour quelques graines (le Caféier par exemple), ce n'est pas le cas le plus général. Un temps de **post-maturation** est nécessaire ; il peut durer de plusieurs semaines à plusieurs mois. La maturité d'une graine est caractérisée non plus par son aspect mais par son **pouvoir germinatif ;** on parle de **maturité vraie.**

Le froid est souvent indispensable pendant la post-maturation. Beaucoup de graines apparemment mûres ne germent pas, ou bien elles germent, mais les jeunes plantes ne fructifient pas si les graines n'ont pas supporté l'hiver. Ainsi, des Blés d'automne semés au printemps restent en herbe ; ils fructifient si les graines ont été soumises pendant quelques semaines à une température voisine de 0°. Le traitement par le froid a été appelé **vernalisation.** L'alternance des saisons joue donc un rôle important dans la maturation de certaines graines.

Les graines résistent à de très basses températures : en desséchant parfaitement des graines, on a pu les soumettre pendant 10 heures à — 269°2 tout en conservant leur pouvoir germinatif.

Longévité des graines

L'expérience montre que souvent la vie ralentie peut être prolongée artificiellement en gardant la graine à l'abri de l'humidité. La durée du pouvoir germinatif, ou **longévité,** est variable suivant les espèces. Elle est nulle pour le Caféier, de quelques jours pour le Peuplier, d'un an pour l'Arachide (graine oléagineuse), de 15 ans pour le Blé (graine amylacée). Il ne faut donc pas croire ceux qui prétendent que les grains de Blé des tombeaux des pharaons ont produit des plants de qualité. Citons le cas d'une Légumineuse exotique dont les graines, conservées en herbier, ont germé après 158 ans de vie ralentie.

La longévité dépend de plusieurs facteurs :

— Les téguments, qui protègent d'autant mieux la graine qu'ils sont plus épais ;

— La nature chimique des réserves, qui sont plus ou moins oxydables (les graines à réserves huileuses meurent plus vite que celles à réserves amylacées) ;

— L'état de dessiccation poussé qui assure une meilleure résistance.

B - REPRISE DE L'ACTIVITÉ : LA GERMINATION

Une graine est normalement appelée à donner une nouvelle plante. Dans des conditions bien précises, l'embryon sort de sa torpeur pour reprendre une vie active. Le passage de la vie ralentie à la vie active constitue la **germination.** La plantule croît de nouveau ; la germination est achevée quand la jeune plante est capable de mener une vie autotrophe.

Conditions de la germination Trois types de facteurs interviennent : les facteurs internes, les facteurs externes physiques, les facteurs externes biologiques.

1° Facteurs internes.

— Pour germer, la graine doit être **saine.** Le critère est l'état des téguments protecteurs. S'ils ont été blessés au moment de la récolte, par le battage par exemple, s'ils ont subi l'attaque d'Insectes ou de Rongeurs pendant la conservation, l'embryon ou l'albumen risquent de n'être plus intacts.

— Les téguments de la graine doivent être perméables à l'eau et à l'oxygène. Les « graines dures » (ce caractère dépend de l'hérédité et du milieu) doivent subir un traitement mécanique ou chimique.

— Une autre condition est la maturité de la graine (voir plus haut). A ce propos, relatons une expérience. Des graines de Millepertuis, récoltées en août 1947, ont été maintenues en conditions constantes. Chaque mois, un lot de graines était semé, et d'un semis à l'autre les mêmes conditions étaient respectées. Immédiatement après la récolte, le pouvoir germinatif est presque nul. (Le pouvoir germinatif consiste à déterminer le pourcentage des graines germées, 7 jours après le semis dans le cas du Millepertuis.) Le pouvoir germinatif commence à s'accroître en octobre et acquiert son maximum en janvier 1948. Il diminue brusquement jusqu'en février et, faiblement, de février

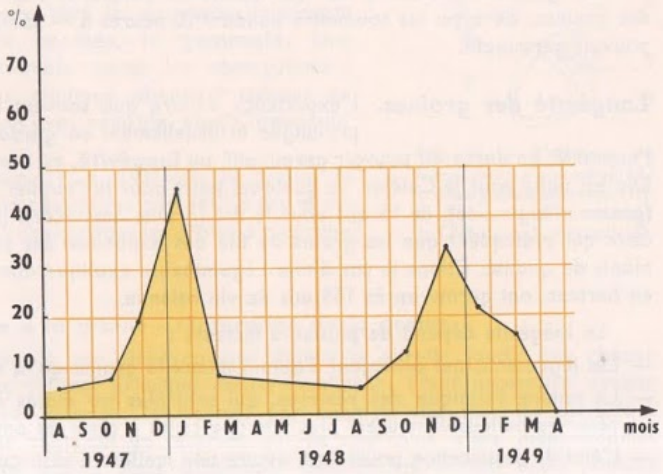


FIG. 22. - *Mise en évidence d'un rythme du pouvoir germinatif chez les graines de Millepertuis.*

en août. En septembre, il subit une nouvelle augmentation et présente un second maximum en novembre 1948. Il diminue alors jusqu'à la fin de l'expérience, en avril 1949. Cette expérience, dont les résultats peuvent se traduire graphiquement (fig. 22), fait ressortir l'existence d'un rythme du pouvoir germinatif, **rythme endogène** dont la période est sensiblement d'un an.

2° Facteurs externes physiques.

On répartit cinq lots de graines d'Avoine par exemple dans cinq pots contenant du sable siliceux. D'un pot à l'autre, un des facteurs suivants varie : humidité, température, aération, lumière :

Pot 1 : sable sec, température 20°, graines en surface, lumière
Pot 2 : — humide, — froide, — —
Pot 3 : — — — 20°, — —
Pot 4 : — — — — graines en profondeur, lumière
Pot 5 : — — — — graines en surface, obscurité.

Les résultats et les conclusions à en tirer sont les suivantes :

Pot 1 : pas de germination ; l'humidité est indispensable ;
Pot 2 : germination faible si la température est trop basse ; l'influence de ce facteur est variable avec la plante considérée ;
Pot 3 : germination intense ; toutes les conditions sont réalisées ;
Pot 4 : pas de germination ; l'aération est nécessaire ;
Pot 5 : germination, mais la jeune plante reste blanche ; la lumière ne semble jouer aucun rôle. Pour certaines espèces, la lumière est indispensable ; les plantes les plus répandues dans l'agriculture (Céréales, Légumineuses, etc.) germent indifféremment à la lumière ou à l'obscurité.

Le jardinier connaît bien tous ces facteurs puisqu'il travaille le sol avant de semer au printemps et il arrose les semis qu'il prend soin de ne pas trop enterrer.

3° Facteurs externes biologiques.

Préparer, à l'aide de presse-fruits, des jus de fruits purs (jus d'orange, jus de pomme). Prendre trois boîtes de Petri garnies au fond de papier-filtre imbibé des solutions suivantes :

Boîte 1 : de l'eau ;
Boîte 2 : du jus d'Orange ;
Boîte 3 : du jus de Pomme.

Disposer des graines de Cresson alénois, par exemple, sur chaque papier-filtre, couvrir les boîtes et les abandonner trois jours à une température voisine de 20°.

Seule la boîte contenant de l'eau renferme des graines germées.

Cette expérience est à rapprocher d'une observation courante : les graines ne germent pas à l'intérieur de fruits charnus même quand elles sont à l'air libre dans une tranche de fruit ouvert. On avait d'abord pensé que cette inhibition était due à la teneur du jus de fruit en sucre capable d'exercer une pression osmotique suffisante pour empêcher la pénétration de l'eau dans la graine. Des expériences ont montré que, dans la plupart des cas, l'inhibition est due à des **substances chimiques** provenant des fruits eux-mêmes.

Les racines peuvent excréter de tels inhibiteurs et la culture répétée d'une espèce sur le même sol peut nuire au rendement. Ce phénomène est nul pour le Blé, sensible pour le Pois, évident pour le Lin. La pratique de l'**assolement** est donc obligatoire dans certains cas.

Phénomènes morphologiques de la germination

Faire quatre semis de graines de Haricot (fig. 23 et 24) à quelques jours d'intervalle dans quatre caissettes contenant du sable humide. Quand les premiers plants sont bien développés (1re paire de feuilles étalées et vertes), déterrer un échantillon de chaque lot. On peut distinguer 4 stades (fig. 24) bien qu'il s'agisse d'un phénomène continu :

— La radicule fait saillie par une déchirure des téguments à l'emplacement du micropyle. Quelle que soit la position de la graine dans le sol, la radicule s'enfonce vers le bas (géotropisme positif) ;

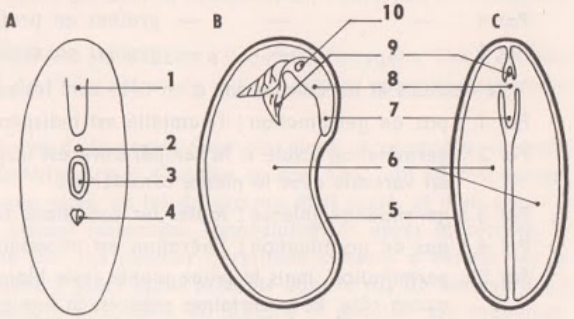


FIG. 23. - *La graine du Haricot. A. Face concave. B. Graine ouverte. C. Coupe longitudinale, supposée passant par la plantule. 1. Saillie de la radicule. 2. Micropyle. 3. Hile. 4. Cal. 5. Tégument. 6. Cotylédons. 7. Radicule. 8. Tigelle. 9. Gemmule. 10. Cicatrice du deuxième cotylédon.*

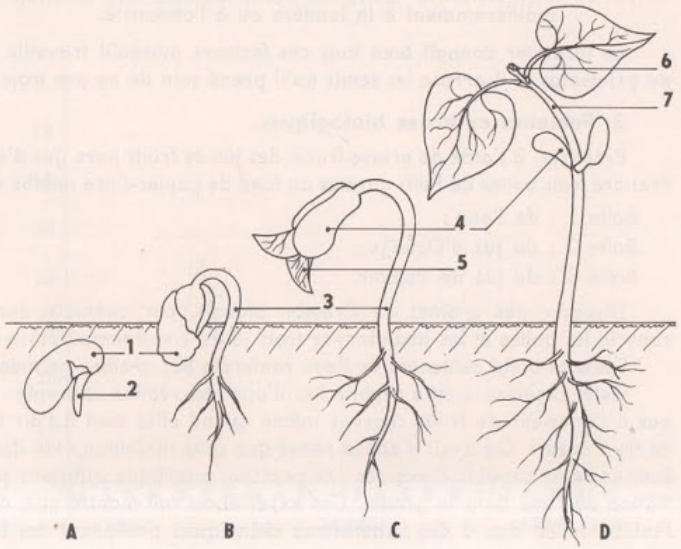


FIG. 24. - *Germination du Haricot. A, B, C, D. Principales étapes (explications dans le texte). 1. Tégument. 2. Radicule. 3. Tigelle (axe hypocotylé). 4. Cotylédons se flétrissant. 5. Premières feuilles. 6. Bourgeon terminal. 7. Axe épicotylé.*

— L'allongement de la tigelle porte les cotylédons hors de terre : « la graine lève ». Les cotylédons s'écartent, le système radiculaire s'enrichit ;

— Sous les cotylédons, la tigelle, ou axe hypocotylé, et les racines s'accroissent. La chute des téguments permet de voir les feuilles de la gemmule par la fente intercotylédonnaire ;

— Un axe (appelé axe épicotylé) terminé par un bourgeon et portant deux feuilles vertes apparaît au-dessus des cotylédons flétris, prêts à tomber. La jeune plante peut mener une vie indépendante, l'autotrophie est réalisée.

La germination du Haricot est dite **épigée,** car les cotylédons sortent de terre. La tige a une double origine : axe hypocotylé donné par la tigelle, axe épicotylé donné par la gemmule. Chez le Pois, la tigelle ne s'allonge pas, les graines restent en terre : on parle de germination **hypogée.**

Toute la germination s'accomplit en fournissant seulement de l'eau aux graines, ce sont donc les réserves qui sont utilisées pour le développement de la plantule.

C - PHÉNOMÈNES PHYSIOLOGIQUES DE LA GERMINATION

La reprise de l'activité est toujours conditionnée par la présence d'eau et d'air. Ces deux facteurs sont à l'origine de phénomènes physiologiques importants. Comme nous venons de le voir, il y a croissance et de ce fait utilisation des réserves.

Absorption d'eau

Première expérience.

Dans un récipient fermé à sa base par un bouchon que traverse un tube de verre sur lequel est fixé un tuyau de caoutchouc, on place des graines de pois sèches (fig. 25 A). Après avoir pincé le tube de caoutchouc, on verse dans le récipient l'eau contenue dans une éprouvette. Au bout de trois jours, on laisse l'eau s'écouler dans l'éprouvette. Les graines ont gonflé considérablement et le volume d'eau récolté est faible. Il y a donc eu **absorption d'eau.**

Deuxième expérience.

Gâcher un peu de plâtre et en disposer une couche d'environ 1 centimètre au fond d'une boîte

FIG. 25. - *Absorption d'eau par les graines et gonflement (explications dans le texte). p. Pince. V. Quantité d'eau absorbée (valeur approchée, car les graines restent mouillées). V_1. Importance du gonflement.*

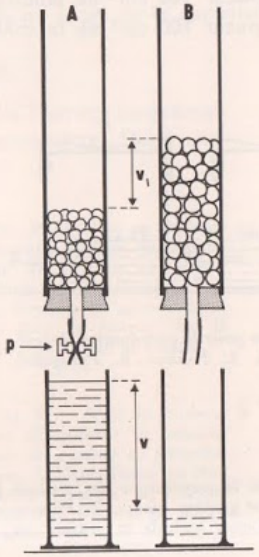


FIG. 26. - *Force de gonflement des graines. A. Début de l'expérience. B. Fin de l'expérience.*

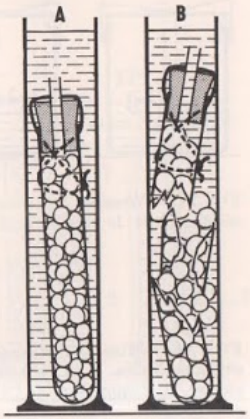


plate légèrement graissée. Avant la prise, aligner en croix, sur deux rangées, des Pois secs et couler une deuxième couche. Laisser sécher et démouler pour ensuite immerger le bloc dans de l'eau. Un jour plus tard, le bloc éclate « en croix » (directions suivant lesquelles les Pois sont disposés). Un tube à essai est brisé facilement par des graines qui se gonflent (fig. 26).

La **force d'absorption** des graines vis-à-vis de l'eau est très grande ; elles peuvent vaincre des contre-pressions de l'ordre de 100 atmosphères. Pour désarticuler les os plats de la boîte crânienne, on utilise cette propriété des graines.

Troisième expérience.

Au fond de quatre boîtes de Petri, disposer un disque de papier-filtre et placer dans chacune d'elles 20 graines de Pois sèches. Imbiber les disques avec respectivement 2, 4, 8 et 10 cm³ d'eau. Fermer hermétiquement les boîtes avec de la paraffine et les abandonner 5 jours à 20°.

Seules les boîtes 3, 4 renferment des graines germées. Il faut donc une **quantité minimale d'eau** au début de la germination. On pourrait montrer qu'un excès nuit à la graine, entraînant privation d'air et putréfaction.

Reprise de l'activité respiratoire

Première expérience (fig. 27).

Préparer une solution alcaline de pyrogallol (5 g de pyrogallol pour 100 cm³ de potasse caustique à 10 %). Prendre trois récipients à ouverture assez large pour introduire une capsule dont le fond est couvert de coton imbibé d'eau. Dans chaque capsule, disposer des graines de Cresson alénois, par exemple.

— Dans le récipient A placer 100 cm³ d'eau distillée ;
— Dans le récipient B placer 100 cm³ de potasse caustique à 10 % ;
— Dans le récipient C placer 100 cm³ de la solution de pyrogallol.

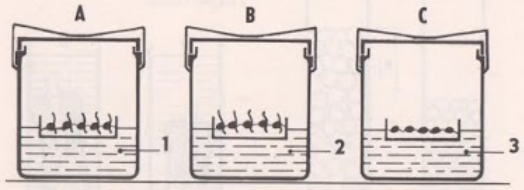


FIG. 27. - *Nécessité de l'oxygène pour la germination (explications dans le texte). 1. Eau. 2. Potasse. 3. Pyrogallol.*

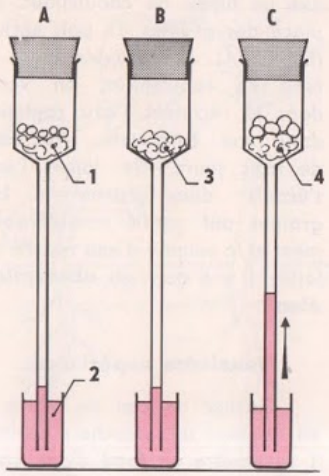


FIG. 28. - *Mise en évidence de la respiration des graines en germination. 1. Coton sec et graines sèches. 2. Potasse colorée. 3. Coton humide. 4. Coton humide et graines en germination.*

Fermer hermétiquement chaque récipient après avoir mis à flotter une capsule contenant des graines.

Après 5 à 6 jours, les graines germent dans les vases A et B mais pas dans le vase C. La solution de pyrogallol absorbe l'oxygène ; les graines ne peuvent pas germer en l'absence d'**oxygène.** On touche là aux phénomènes respiratoires.

Deuxième expérience (fig. 28).

Prendre trois tubes évasés en entonnoir et placer dans chacun d'eux un tampon de coton hydrophile, sec dans le tube A, humide dans les tubes B et C. Placer quelques graines au contact du coton des tubes A et C seulement, le tube B servant de témoin. Fermer hermétiquement les trois tubes au niveau de la partie évasée et plonger l'extrémité ouverte dans une cuve contenant une solution de potasse colorée.

Après quelques jours et dans le tube C seulement, on observe une germination des graines et une dénivellation importante. Le vide partiel est dû à la **consommation d'oxygène** (le gaz carbonique dégagé est fixé par la potasse). Avec la germination reprend une activité respiratoire intense et pour s'en persuader il suffit de comparer la dénivellation de C avec la dénivellation de A. Dans ce dernier elle est sensiblement la même que dans le « témoin ». Pendant la vie ralentie, la respiration est très faible.

Troisième expérience (fig. 29).

Mettre de l'eau de baryte dans deux flacons dont le bouchon est traversé par un entonnoir. Dans l'entonnoir A, placer des graines de Pois sèches, dans l'entonnoir B des graines de Pois gonflées par 3 jours de trempage. Recouvrir les entonnoirs d'un couvercle de boîte de Pétri, fermer hermétiquement et abandonner l'expérience pendant quelques heures. L'eau de baryte du récipient A reste claire, celle du récipient B se trouble.

Il y a donc **dégagement de CO_2** au cours de la germination.

Quatrième expérience (fig. 30).

Remplir aux deux tiers une bouteille Thermos de graines de Pois sèches et introduire un thermomètre. Dans une

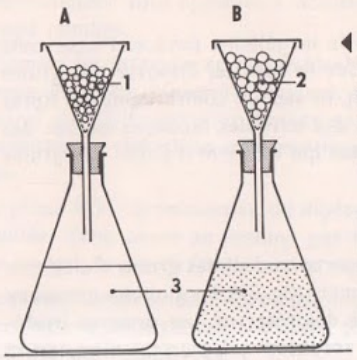


FIG. 29. - *Mise en évidence du rejet de gaz carbonique par des graines en germination. 1. Graines sèches. 2. Graines en germination. 3. Eau de baryte. En B l'eau de baryte se trouble.*

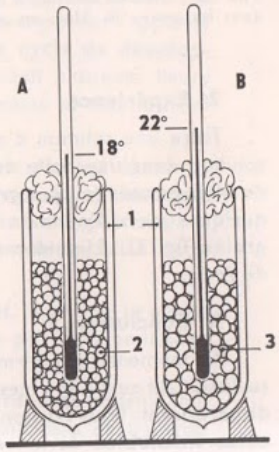


FIG. 30. - *Mise en évidence du dégagement de chaleur par des graines en germination. 1. Vases Dewar ou bouteilles Thermos. 2. Graines sèches. 3. Graines en germination.*

autre, placer des graines gonflées. Fermer les deux récipients avec du coton et relever les températures données par les deux thermomètres.

La première est stable, la seconde s'élève petit à petit. La germination entraîne donc un **dégagement de chaleur** en rapport avec la reprise de l'activité respiratoire.

Utilisation des réserves

1° Observation microscopique (fig. 31).

Sur une lame de verre, déposer le produit de grattage de la surface de section d'un grain de Blé frais d'une part et d'un grain de Blé germé d'autre part. Colorer les deux préparations à l'eau iodée et observer au microscope.

Dans la première préparation, les grains d'amidon ont une forme régulière ; dans la deuxième, ils apparaissent corrodés.

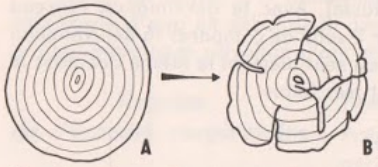


FIG. 31. - *Grains d'amidon de Blé, intact* (A) *et en voie de digestion* (B) *lors de la germination.*

Cl. Van Campenhoud

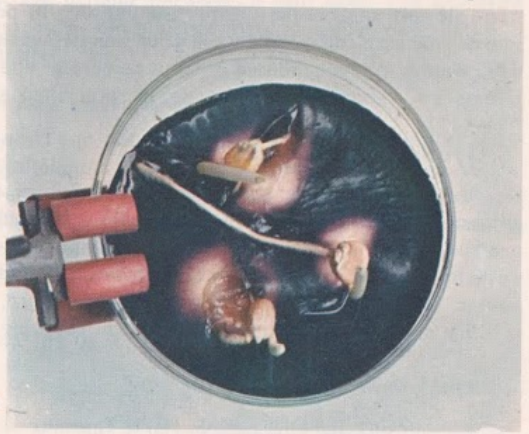


FIG. 32. - *Mise en évidence d'une amylase dans les grains de Maïs en germination.*

2° Expérience.

Faire une solution d'empois d'amidon et ajouter de la gélatine fondue. Placer cette solution dans une boîte de Petri et laisser refroidir. Sur la surface, disposer des grains de Maïs germés (ou des grains d'Orge) coupés en long, la section contre l'empois. Après quelques jours, l'addition d'eau iodée fait apparaître des auréoles incolores autour des grains (fig. 32). L'amidon a été digéré par des **enzymes** qui diffusent à partir des grains de Maïs.

3° Conclusion.

Au moment de la germination, les grains d'amidon se corrodent, les grains d'aleurone se dissolvent au fur et à mesure que les vacuoles se reforment (fig. 33), les globules graisseux disparaissent. Sous l'action d'enzymes, il y a hydrolyse des réserves. Les **grosses molécules insolubles** deviennent de **petites molécules solubles** qui peuvent **circuler** et

servir à l'édification de la jeune plante. Il est cependant curieux de constater une diminution du poids sec de la graine lors de la germination. En fait, la respiration utilise une grande partie des réserves pour l'accomplissement des réactions vitales. Les molécules organiques sont détruites ; il y a consommation d'oxygène, dégagement de gaz carbonique et d'eau et production d'énergie. Ainsi, pour le glucose :

$$C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 \longrightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_2O + 675 \text{ calories.}$$

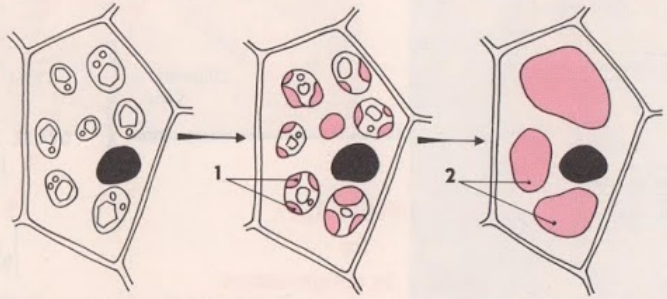


FIG. 33. - *Évolution des grains d'aleurone (Ricin) au cours de la germination. 1. Précipités vacuolaires. 2. Vacuoles (coloration au rouge neutre).*

CONCLUSION

La fleur qui porte les organes reproducteurs donne naissance aux gamètes mis en contact par la pollinisation et la germination des grains de pollen. Les deux œufs issus de la double fécondation se développent pour former la graine. Celle-ci germe ; l'appareil végétatif est à l'origine de nouvelles fleurs. On constate un véritable **cycle de développement.** Le nombre d'individus augmente, puisqu'une graine produit plusieurs fleurs qui normalement sont appelées à donner au moins chacune une graine et très souvent un grand nombre.

Comme les individus se ressemblent d'une génération à l'autre, le nombre des chromosomes doit être maintenu constant. Pour ce faire, les deux cellules (spermatozoïde, oosphère) qui s'unissent pour donner un œuf sont à *n* chromosomes. Deux phénomènes compensateurs, **réduction chromatique** et **fécondation,** partagent le cycle en deux phases :

— La phase à 2*n* chromosomes, ou **diplophase,** représentée par l'œuf, la graine, la plante feuillée. Cette phase se termine par la production de « spores » par les étamines et les ovules ; la plante feuillée est un **sporophyte ;**

— La phase à *n* chromosomes, ou **haplophase,** représentée par les grains de pollen d'une part, le sac embryonnaire d'autre part. Ces deux organes producteurs de gamètes sont des **gamétophytes.**

On peut schématiser ce nouvel aspect du cycle de développement des Spermaphytes (fig. 34) en faisant ressortir les phénomènes chromosomiques. L'œuf accessoire n'est pas considéré puisqu'il donne l'albumen dont l'existence est éphémère.

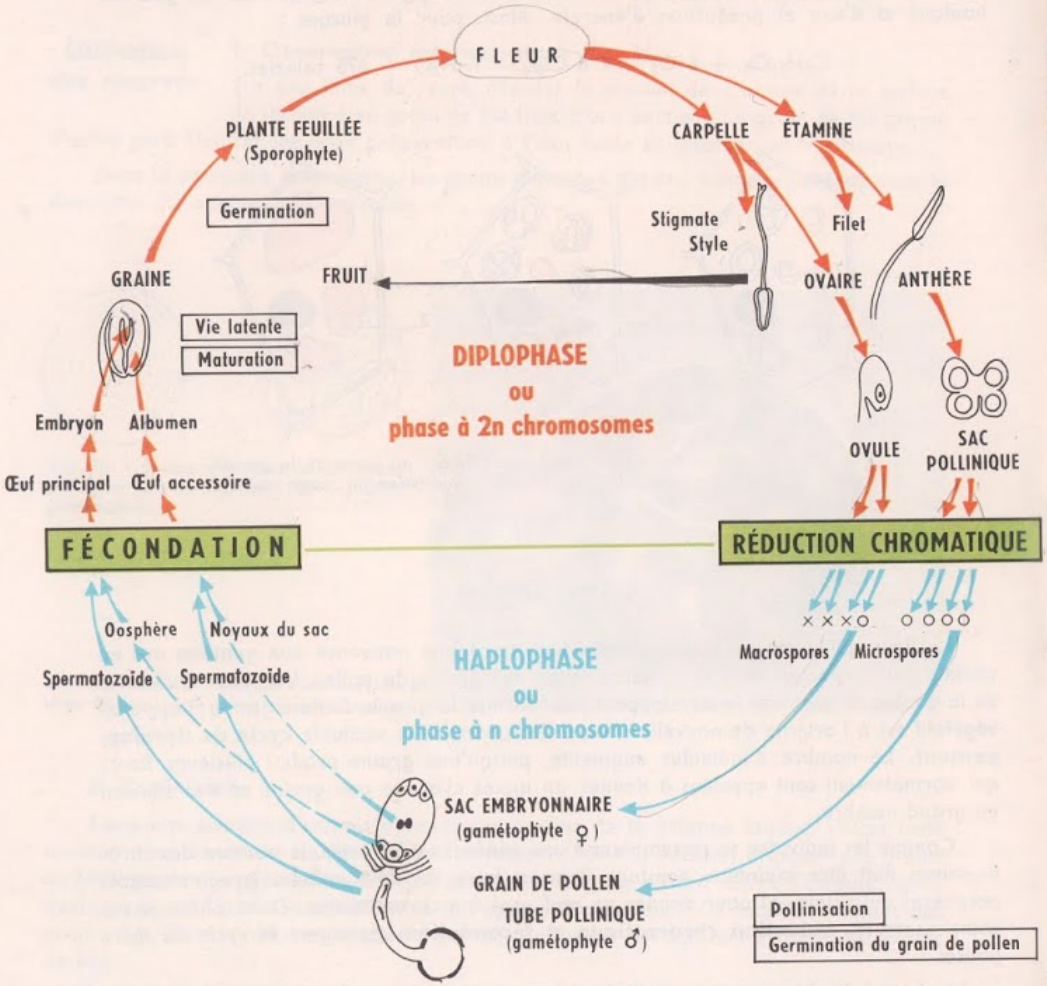
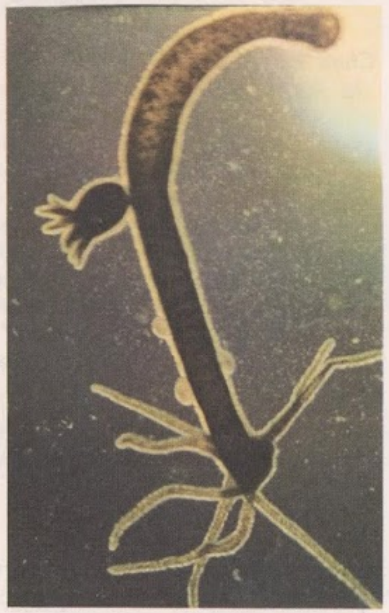


FIG. 34. - *Schéma illustrant le cycle de développement des Spermaphytes et le cycle chromosomique.*

Clichés Vallin

A



B

FIG. 1. - A. *Partie souterraine d'un pied de Pomme de terre.* 1. *Tige aérienne.* 2. *Base buttée des tiges aériennes.* 3. *Racines fasciculées.* 4. *Rameau souterrain.* 5. *Tubercule.* B. *Hydre en bourgeonnement.*

LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE

Chez les êtres vivants, la **reproduction sexuée** *assure une multiplication du nombre des individus avec la participation des deux sexes, producteurs de gamètes dont l'union est à l'origine d'un œuf. En l'absence de gamètes et de fécondation, c'est la* **reproduction asexuée,** *ou* **agame** *(sans mariage), c'est-à-dire sans fécondation, qui assure la pérennité de l'espèce. Chez les Végétaux par exemple, quand seul intervient l'appareil végétatif dans la reproduction, on parle de* **multiplication végétative;** *ce terme peut s'appliquer, par extension, à tout le monde vivant. Les quelques exemples de multiplication végétative, pris chez les Végétaux, les Animaux, les Bactéries, tendront à faire ressortir l'importance du phénomène. La* **parthénogenèse,** *développement d'un individu à partir d'un gamète femelle, apparaît comme « une déviation de la reproduction sexuée », mais elle se rapproche de la multiplication végétative en ce sens qu'il n'y a* **pas fécondation.** *Un exemple de parthénogenèse sera donc envisagé dans le cadre de la multiplication végétative.*

I. CHEZ LES VÉGÉTAUX

Il ne faudrait pas croire que ce mode de multiplication est propre à des végétaux à structure simple (Algues, Champignons) ; il se rencontre fréquemment chez les Végétaux supérieurs.

A - CHEZ LES VÉGÉTAUX INFÉRIEURS

Chez les Algues : le Pleurocoque L'écorce des troncs d'arbres apparaît souvent colorée par une poussière verte. Par grattage, on fait tomber un peu de cette poussière sur une lame de verre et on la délaie dans une goutte d'eau pour l'observer au microscope.

Parmi les nombreuses espèces d'Algues microscopiques, l'une d'elles présente des cellules chlorophylliennes arrondies, à membrane épaisse (fig. 2), souvent groupées par deux ou quatre. Ce n'est pas seulement une juxtaposition de cellules, car une membrane rassemble les différentes cellules séparées par une cloison assez mince ; c'est le résultat de la division d'une cellule mère en deux puis en quatre cellules susceptibles de devenir indépendantes et d'être le siège du même phénomène. **Il y a multiplication par division.**

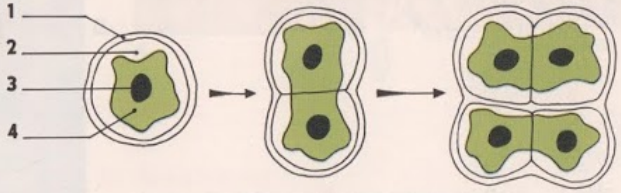


FIG. 2. - *Multiplication du Pleurocoque.* 1. *Membrane épaisse.* 2. *Cytoplasme.* 3. *Noyau.* 4. *Chloroplaste.*

Chez les Champignons **1° Le Champignon de couche.**

L'Agaric champêtre, ou Champignon de couche, est cultivé dans des champignonnières et l'ensemencement, ou « lardage », offre un exemple de multiplication végétative. Quand les « meules » sont prêtes, il suffit d'y introduire, tous les 20 centimètres environ, un **fragment de « blanc »** de Champignon (mycélium inclus dans du fumier). Les filaments mycéliens se développent et « fructifient ».

2° La Moisissure du pain (fig. 3).

Une tranche de pain maintenue humide, à une température douce, se recouvre bientôt d'un duvet blanc qui devient grisâtre. Quand on le touche, il libère une poussière noire. Le duvet, examiné au microscope dans de l'eau salée à 7 °/₀₀, apparaît constitué de filaments implantés dans le support par des rhizoïdes. Les filaments sont porteurs de prolongements plus ou moins verticaux terminés par de petites sphères noires, les **sporanges,** qui éclatent pour libérer

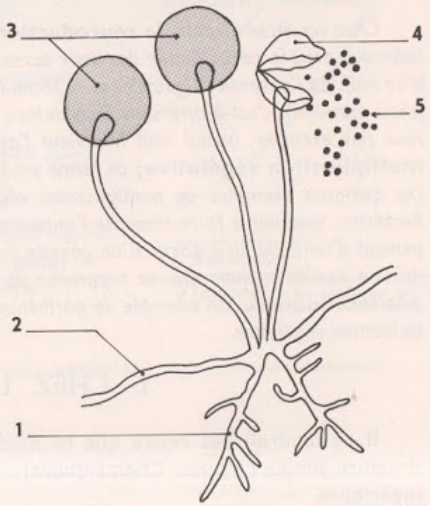


FIG. 3. - *Sporange de Rhizopus nigricans.* 1. *Rhizoïdes.* 2. *Mycélium.* 3. *Sporanges remplis de spores.* 4. *Sporange éclaté.* 5. *Spores.*

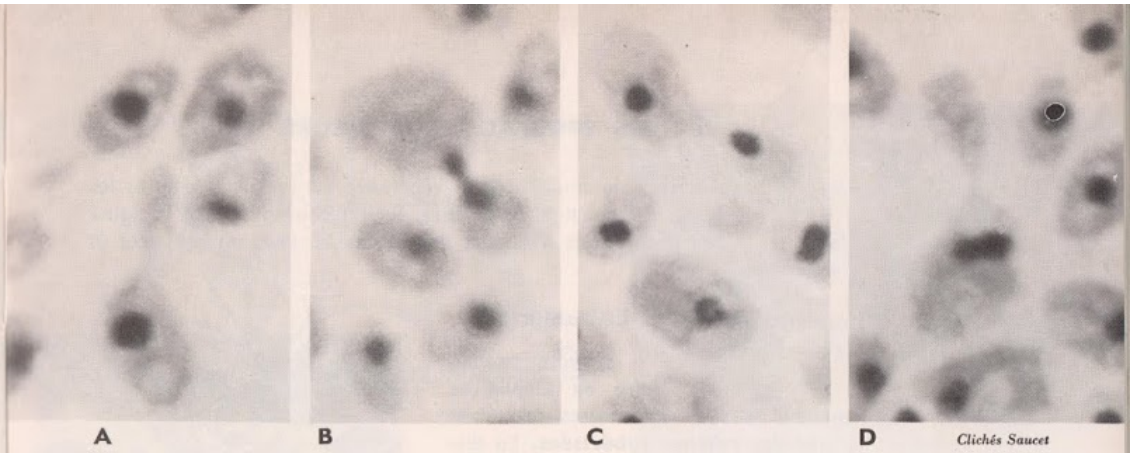


FIG. 4. - A, B, C, D, E. *Bourgeonnement de la Levure de bière.*

des grains microscopiques : les **spores.** Ces spores, très légères, sont disséminées et chacune d'elles est capable de donner un nouveau mycélium. Cela explique l'ensemencement naturel de la tranche de pain.

3° La Levure de bière (fig. 4 et 5).

Un morceau de Levure de boulanger, dilué dans une solution de glucose à 10 °/₀₀ et observé au microscope, montre des cellules isolées. Après quelques heures, certaines d'entre elles sont prolongées par une excroissance, ou **bourgeon.** Un frottis, fixé à l'alcool et coloré au panchrome de Laveran, après hydrolyse chlorhydrique (5 à 10 mn), permet de voir le noyau. Deux cas peuvent se présenter.

1er cas - Le noyau est étiré entre la cellule mère et le bourgeon. Il se coupe en deux et le bourgeon nucléé devient indépendant ;

2e cas - La cellule mère bourgeonnée renferme deux noyaux ; l'un reste dans la cellule mère, l'autre s'engage dans le bourgeon.

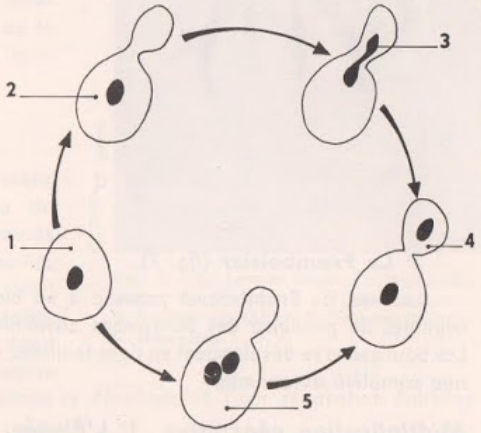


FIG. 5. - *Schéma résumant les deux modes de bourgeonnement de la Levure de bière.* 1. *Cellule de Levure.* 2. *Cellule bourgeonnante renfermant un seul noyau.* 3. *Étirement du noyau.* 4. *Séparation du bourgeon.* 5. *Cellule bourgeonnante renfermant deux noyaux.*

Ces deux variantes aboutissent au même résultat : une cellule donne **par bourgeonnement** une autre cellule qui peut bourgeonner à son tour. Plusieurs cellules nées les unes des autres forment un véritable chapelet si la multiplication est rapide.

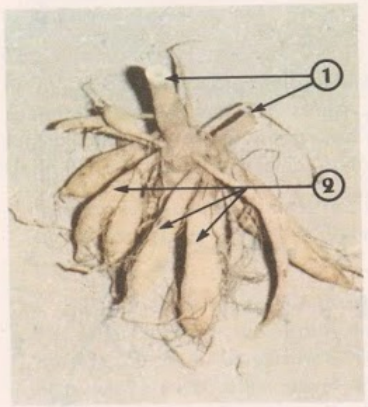
B - CHEZ LES VÉGÉTAUX SUPÉRIEURS

Chez les Végétaux supérieurs, la multiplication végétative est très fréquente et les différentes parties de la plante (racine, tige, bourgeons, fleurs) peuvent être à l'origine de nouveaux individus. Cette propriété a d'ailleurs trouvé des applications agricoles et horticoles très répandues.

Multiplication végétative à partir de racines

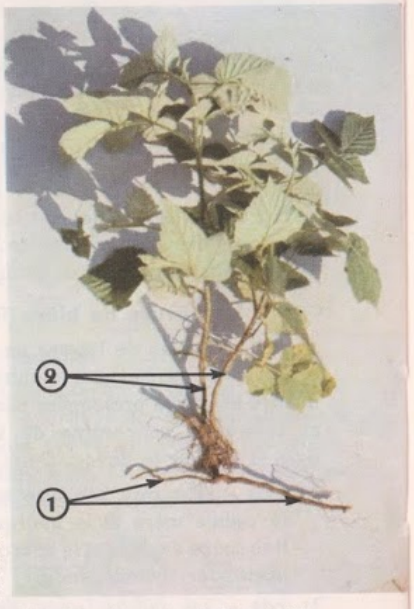
1° **Le Dahlia** (fig. 6).

Le système radiculaire du Dahlia se présente comme un faisceau de masses brunâtres fusiformes ; ce sont des **racines tubérisées.** La dissociation de ce faisceau, pratiquée dans des conditions qui seront précisées plus loin, permet d'obtenir de nouveaux « pieds ».



Cl. Vallin

◀ FIG. 6. - *Racines tubérisées de Dahlia.* 1. *Tiges.* 2. *Tubercules.*



Cl. Vallin

FIG. 7. - *Drageons du Framboisier.* 1. *Racines drageonnantes.* 2. *Drageons.*

2° **Le Framboisier** (fig. 7).

Le pied de Framboisier possède à sa base des racines adventives. Certaines, susceptibles de produire des bourgeons adventifs, s'allongent horizontalement dans le sol. Les bourgeons se développent en tiges feuillées, ou **drageons,** qui s'enracinent et acquièrent une complète autonomie.

Multiplication végétative à partir de tiges

1° **L'Élodée.**

Cette petite plante aquatique qui envahit les cours d'eau n'est pas enracinée. La tige, en profondeur, apparaît brun sale ; en surface par contre, elle est bien verte et ramifiée. Les parties âgées dégénèrent alors que les parties jeunes prolifèrent, **se fragmentent** et disséminent l'espèce.

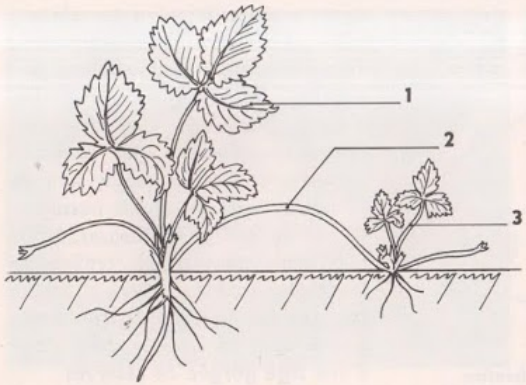


FIG. 8. - *Stolons du Fraisier.* 1. *Pied mère.* 2. *Stolon.* 3. *Jeune pied.*

2° **Le Fraisier** (fig. 8).

Un pied de Fraisier émet à la surface du sol des prolongements appelés coulants ou **stolons.** Ces tiges, aux longs entre-nœuds et aux feuilles réduites, sont terminées par un bourgeon. A intervalles plus ou moins réguliers, le bourgeon terminal s'enracine et donne naissance à un **nouveau plant** indépendant de la plante mère et capable de produire de nouveaux stolons.

3° **Le Lamier blanc** (fig. 9).

Déterré avec soin, un pied de Lamier blanc présente une partie souterraine formée de cordons blanchâtres ramifiés portant des nœuds d'où partent des racines. Les petites feuilles écailleuses des nœuds indiquent qu'il s'agit d'une tige souterraine, ou **rhizome.** Les ramifications assurent une propagation mais aussi une multiplication ; les parties âgées du rhizome dégénèrent et les bourgeons des parties jeunes se développent. Leur séparation entraîne l'apparition de **nouvelles unités.**

Cl. Vallin

FIG. 9. - *Le Lamier blanc.* 1. *Ancien rhizome.* 2. *Nœud.* 3. *Tiges aériennes.* 4. *Racines adventives.* 5. *Nouveau rhizome.* 6. *Bourgeon.*

4° **La Pomme de terre.**

Un autre exemple de multiplication végétative nous est fourni par un organe, lui aussi souterrain, **le tubercule** de Pomme de terre. Le pied de Pomme de terre (fig. 1 A) offre

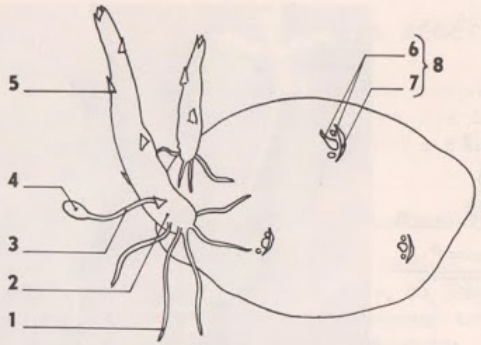


FIG. 10. - *Pomme de terre germée.* 1. *Racine adventive.* 2. *Jeune tige.* 3. *Rameau souterrain.* 4. *Jeune tubercule.* 5. *Feuille.* 6. *Bourgeons.* 7. *Écaille.* 8. *Œil.*

une partie souterraine complexe : des tiges souterraines prolongent les tiges aériennes et portent d'une part des racines adventives fasciculées, d'autre part des cordons blanchâtres horizontaux, les rameaux souterrains. Ces rameaux sont de véritables tiges puisqu'ils possèdent de petites feuilles écailleuses. Leurs extrémités peuvent se renfler en tubercules dont les « yeux », limités par une écaille abritant trois bourgeons, sont la preuve qu'il s'agit d'une **tige** gorgée de réserves.

Le pied de Pomme de terre produit fleurs, fruits et graines qui ne sont pas récoltées. Semer des graines dans ce cas entraîne une maigre récolte ; même si les conditions sont optimales, les tubercules restent de petite taille et il faut quatre ans pour retrouver la taille des tubercules primitifs. Un tubercule germé (fig. 10) est mis en terre. Le germe qui provient du développement d'un bourgeon porte déjà à sa base quelques racines adventives. Tiges aériennes et racines croissent; des rameaux souterrains horizontaux apparaissent et le buttage en favorise le développement. Sur ces rameaux, des tubercules grossissent ; chacun d'eux est susceptible de produire un **nouveau pied** de Pomme de terre.

Multiplication végétative à partir de bourgeons

1° La Ficaire (fig. 11).

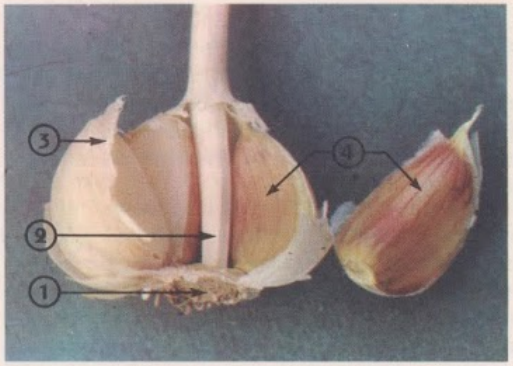
Chez la Ficaire, quelques racines sont transformées en tubercules chargés de réserves, qui font de cette plante une plante vivace. Elle possède un mode de multiplication assez particulier. A l'aisselle des feuilles, un bourgeon axillaire globuleux apparaît. Il engendre une racine tubérisée de la grosseur d'un Pois. L'ensemble bourgeon-racine constitue une **bulbille** qui tombe sur le sol, s'y développe et donne un plant de Ficaire.

2° L'Ail (fig. 12 et 13).

Une coupe transversale dans un **bulbe** ou « tête » d'Ail montre des groupes de une à quatre bulbilles, ou « gousses d'ail », réparties

Cl. Vallin

FIG. 11. - *Pied de Ficaire.* 1. *Bulbilles.* 2. *Racines tubérisées.*



Cl. Vallin

× 1

FIG. 12. - *Bulbe d'Ail, ou « tête », ouvert.* 1. *Plateau du bulbe.* 2. *Axe floral desséché.* 3. *Tuniques desséchées.* 4. *Bulbilles.*

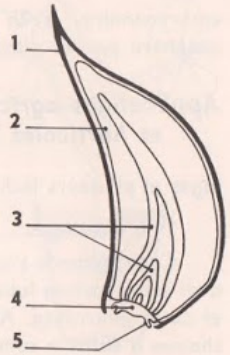


FIG. 13. - *Coupe longitudinale d'une bulbille d'Ail.* 1. *Tunique desséchée.* 2. *Tunique charnue.* 3. *Jeunes feuilles.* 4. *Plateau,* 5. *Racines adventives.*

sur deux rangs opposés et séparées par des tuniques desséchées.

La culture des aulx consiste à placer en terre, au début de l'hiver, une **bulbille.** Une coupe longitudinale dans cette bulbille fait apparaître une tige en plateau portant de courtes racines adventives et, dans l'axe, un bourgeon terminal constitué de jeunes feuilles emboîtées ; le tout est entouré de deux tuniques : la tunique externe desséchée, la tunique interne charnue. Cette gousse mère se dessèche (racines, tige, feuilles) tandis que les **bourgeons axillaires** des feuilles se transforment en bulbilles. Chacune d'elles peut être à l'origine d'un plant d'ail. Sous nos climats, c'est le seul mode de multiplication possible puisque le pied meurt sans fleurir au cours de l'été.

Multiplication végétative à partir de fleurs

1° L'Oranger.

La dissection d'un pépin d'Orange permet de trouver souvent à l'intérieur des téguments **plusieurs embryons** plaqués les uns contre les autres (fig. 14). L'un d'eux provient de l'oosphère fécondée mais les autres dérivent de cellules du nucelle qui ont bourgeonné. Cependant tous les embryons peuvent donner **chacun un arbre.**

2° L'Antennaire alpine.

Cette plante, qui n'offre guère que des pieds femelles, fructifie cependant. Il s'agit d'un cas de parthénogenèse puisque le sexe mâle ne participe pas à la reproduction. Toutefois, à la formation du sac embryonnaire, il n'y a pas de réduction chromatique et de ce fait pas de vrai gamète. La cellule du sac

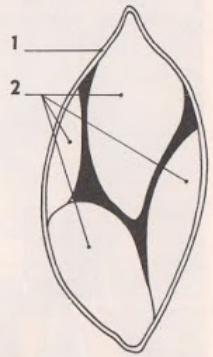


FIG. 14. - *Coupe longitudinale d'un pépin d'Orange.* 1. *Tégument.* 2. *Embryons.*

embryonnaire, **à 2*n* chromosomes,** qui est à l'origine de l'embryon, est appelée oosphère par sa place et par analogie avec les autres végétaux.

Applications agricoles et horticoles

La multiplication végétative apparaît comme un procédé de multiplication plus sûr et surtout plus rapide que la reproduction sexuée. L'Homme a su tirer parti de ces avantages et plusieurs techniques ont été mises au point.

1° L'éclatage.

Cette méthode s'applique au Dahlia, par exemple. Avant l'hiver, on rentre les souches avec leurs racines tubéreuses et on les conserve dans un endroit sombre, à l'abri du froid et de la pourriture. Au printemps, l'horticulteur **divise** les souches, en prenant soin que chaque **« éclat »** comporte au moins un bourgeon apparu à la base de la tige de l'année précédente.

2° Le marcottage (fig. 15).

Ce procédé consiste à détacher de la plante mère des **fragments** seulement **après l'apparition de racines.** Il existe à l'état naturel pour le Framboisier (racines traçantes), pour les plantes à rhizome (Lamier blanc), ou stolonifères (Fraisier). L'Homme s'est inspiré des procédés naturels et a appliqué différentes techniques pour favoriser l'apparition de racines :

— Le **tallage** des Céréales, qui revient à rouler les jeunes pousses : les jeunes tiges donnent alors au contact du sol, à chaque nœud, une touffe de racines et un groupe de tiges ;

— Le **marcottage en cépée** du Groseillier ; on butte le pied mère élagué et incisé transversalement pour freiner la sève ; la souche est **fragmentée** en brins, alors riches en racines ;

— Le **marcottage par couchage** de la Vigne ; on courbe un rameau et on l'enterre au niveau de la courbure incisée longitudinalement et maintenue par un étrier ;

— Le **marcottage en pot** de l'Œillet ; on place un cornet empli de terre autour d'un rameau portant éventuellement une incision annulaire.

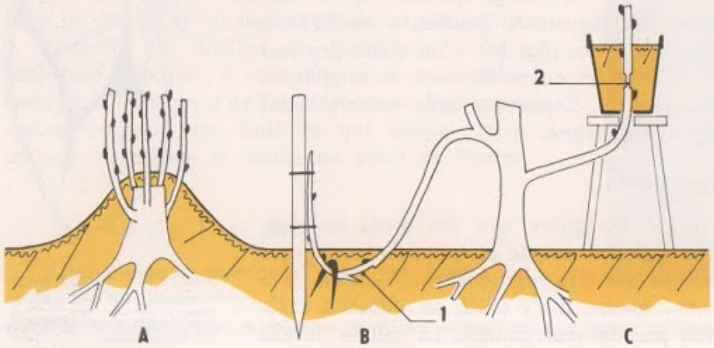


FIG. 15. - *Marcottage artificiel : en cépée* (A), *par couchage* (B), *en pot* (C). 1. *Incision.* 2. *Décortication annulaire.*

3° Le bouturage.

Cette méthode est sans doute la plus courante. **Un fragment** de l'appareil végétatif est isolé et mis en terre **sans racines.** Les tubercules de Pomme de terre, les bulbilles de l'Ail sont des exemples universellement répandus.

Chez le Géranium (fig. 16), on prélève un rameau feuillé, mais il faut réduire la transpiration. Pour cela, on place la bouture sous cloche et on sectionne l'extrémité des feuilles. Il faut de plus procéder à des arrosages fréquents.

Le bouturage s'applique aussi aux espèces ligneuses (Vigne, arbres fruitiers). Dans un lieu humide et froid, les fragments de tiges dépourvues de feuilles forment un bourrelet cicatriciel favorisant le développement des racines à la mise en terre.

Citons, enfin, le cas du Bégonia, chez qui la bouture est représentée par une feuille ou par des lambeaux de limbe coupé transversalement.

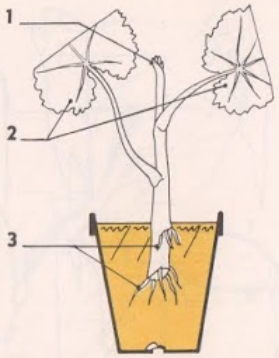


FIG. 16. - *Bouture de Géranium.* 1. *Bourgeon.* 2. *Feuilles sectionnées.* 3. *Racines adventives.*

4° Le greffage.

Le greffage est un cas particulier où la bouture est représentée par un **greffon,** qui peut être soit un rameau portant des bourgeons, soit un simple bourgeon. Le porte-greffe nourrit le greffon mais, pour cela, il faut placer en communication les régions vasculaires du porte-greffe et du greffon. Le contact précaire est renforcé par des ligatures, et la plaie est protégée par du mastic.

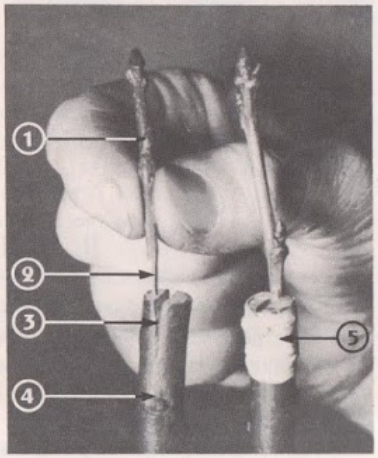
— Greffage d'un rameau :

Le choix des greffons se fait en hiver ; ils sont placés en terre où ils demeurent à l'état de vie ralentie jusqu'au printemps. Plusieurs procédés sont utilisés : la **greffe en fente** (fig. 17), qui consiste à fendre la tige et à y enfoncer le greffon taillé en biseau ; la **greffe en couronne** (fig. 19), qui se pratique sous l'écorce, si le sujet est assez gros ; la **greffe anglaise** (fig. 18), qui demande que greffon et porte-greffe soient de même diamètre.

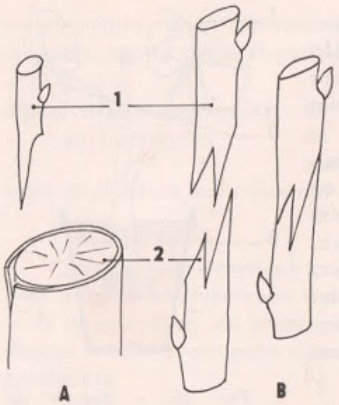
— Greffage d'un bourgeon :

Le greffon est un **« écusson »** (fig. 20) constitué d'un bourgeon, ou « œil », accompagné d'écorce et de tissu conducteur. Le porte-greffe incisé en T reçoit le greffon. L'opération a lieu à l'automne « à l'œil dormant » (pour le Poirier) ou en mai « à l'œil poussant » (pour le Rosier).

FIG. 17. - *Greffe en fente avant l'application de mastic.* 1. *Greffon.* 2. *Biseau.* 3. *Fente.* 4. *Porte-greffe.* 5. *Ligature.*



Cl. Vallin

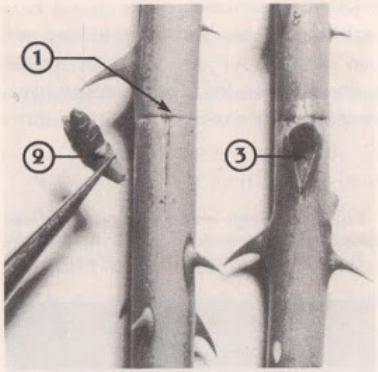


◀ FIG. 18. - *Greffe en couronne* (A) *et greffe anglaise* (B). 1. *Greffon*. 2. *Porte-greffe*.

Cl. R.-H. Noailles

▲ FIG. 19. - *Greffe en couronne. Trois greffons portant chacun un bourgeon.*

Cl. Vallin



◀ FIG. 20. - *Greffe en écusson*. 1. *Fente en T*. 2. *Écusson (greffon)*. 3. *Greffon en place avant ligature*.

II. CHEZ LES ANIMAUX

Nous venons de voir, chez les Végétaux, des cas où **un seul individu** assure la pérennité de l'espèce sans qu'intervienne le phénomène de fécondation. Il en est de même chez les Animaux, mais nous envisagerons deux cas : ou bien la multiplication se fait à partir du **soma** (cellules non sexuelles), et c'est alors une **multiplication végétative typique,** ou bien la multiplication se fait à partir du **germen** (cellules sexuelles), mais **sans fécondation,** et il s'agit du phénomène de la **parthénogenèse.**

A - MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE TYPIQUE

La Paramécie Ce Protozoaire a fait l'objet d'une étude dans le cadre de la structure cellulaire. Si la reproduction sexuée existe, ce n'est pas le mode de multiplication le plus fréquent. En effet, quand la température est suffisante, quand la nourriture est abondante, la Paramécie est le siège de phénomènes faciles à observer (fig. 21). La cellule s'allonge, les noyaux s'étirent, les vacuoles digestives disparaissent et un étranglement médian se dessine. Les deux cellules filles **se séparent** et les différenciations indivises (vacuole pulsatile, appareil buccal, vacuoles digestives) se forment.

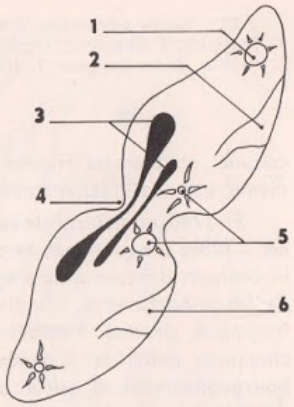


FIG. 21. - *Paramécie en division*. 1. *Vacuole pulsatile ancienne*. 2. *Ancien entonnoir buccal*. 3. *Noyaux en division*. 4. *Étranglement du cytoplasme*. 5. *Nouvelles vacuoles pulsatiles*. 6. *Nouvel entonnoir buccal*.

Chaque cellule fille peut donner naissance à deux individus et ainsi de suite. Le rythme des divisions, très rapide (3 à 4 fois par 24 h), devrait aboutir à un nombre considérable d'individus (10^{12} individus en 15 jours). En fait, cette prolifération en progression géométrique est limitée par le manque de nourriture, mais explique cependant la pullulation des organismes inférieurs.

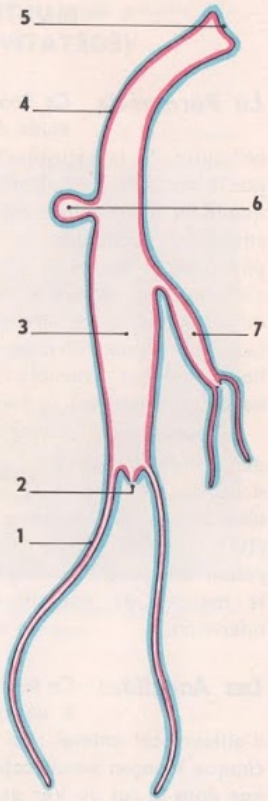
Les Annélides Ce terme traduit une segmentation du corps en anneaux et fait penser à un type : le **Lombric** ou Ver de terre. Une légende entoure d'ailleurs cet animal : le Ver se multiplierait à la suite d'un découpage en morceaux ; chaque tronçon serait capable de régénérer un animal entier. Mais l'expérience prouve que dans le cas du Ver de terre le tronçon doit être relativement long pour que la partie manquante se régénère.

Chez certaines Annélides, le pouvoir de régénération est considérable ; il a pour corollaire la multiplication **par segmentation** ou **scissiparité.** Le Lumbriculus par exemple, Ver de petite taille, possédant des soies peu nombreuses et vivant dans la vase, peut égrener ses anneaux et chacun d'eux régénère un individu entier ; c'est un véritable **bouturage.** Certains Vers se marcottent littéralement car la régénération des parties manquantes précède la séparation. Les individus se forment à partir d'un anneau, se différencient et constituent une chaîne qui se désarticule tôt ou tard.

L'Hydre d'eau douce La structure de cet Invertébré de petite taille (1,5 cm de long/ 1 à 2 mm de diamètre) se ramène à un cylindre très extensible fixé par une extrémité. L'extrémité libre est percée d'un orifice, la bouche, qui est entourée de tentacules et qui donne accès à la cavité digestive.

L'animal, observé en été ou au début de l'automne, montre souvent de jeunes individus attachés à lui (fig. 1 B et 22). L'Hydre est en effet capable d'émettre de véritables **bourgeons** qui acquièrent progressivement l'allure de l'Hydre mère. L'ensemble peut former une

Fig. 22. - *Coupe schématique d'une Hydre en bourgeonnement.* 1. *Tentacule.* 2. *Bouche.* 3. *Cavité digestive.* 4. *Parois du corps.* 5. *Pied.* 6. *Jeune bourgeon.* 7. *Hydre fille.*



colonie, ou bien les Hydres filles se détachent pour mener une vie indépendante.

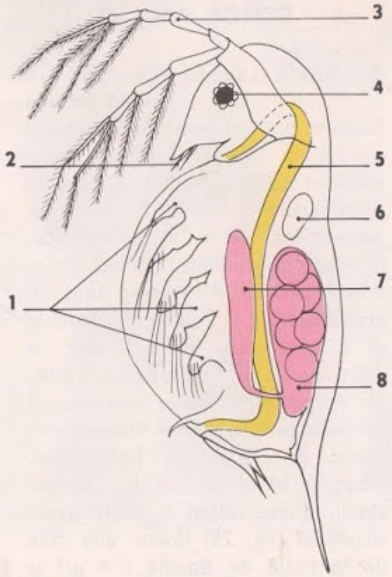
En 1740, un naturaliste suisse, Trembley, remarque ces « tubes » aquatiques de couleur verte. Étant donné la couleur, il pense qu'il s'agit d'une plante et décide de les « bouturer ». L'individu coupé en cinquante fragments permet d'obtenir en quelques semaines cinquante individus. L'année suivante, il observe le bourgeonnement et parle « d'arbuscule » ; ses travaux lui montrent encore que la greffe est possible. Boutures, bourgeons, greffes, autant de propriétés qui ont fait dire à Trembley qu'il s'agissait d'un « animal-plante ». Depuis, l'Hydre a trouvé sa place dans la classification animale, mais, comme pour les Annélides, on voit que la multiplication végétative est **liée au pouvoir de régénération.**

B - UN CAS DE PARTHÉNOGENÈSE

La Daphnie *(fig. 23)* Ce petit Crustacé (fig. 23) rencontré dans les eaux douces stagnantes est aussi appelé « puce d'eau » en raison de sa locomotion saccadée. Son corps, protégé par une mince carapace bivalve laissant la tête libre, mesure 2 à 3 millimètres. A ce niveau, on peut observer une paire d'antennes bien développées servant à la nage, et un œil frontal impair ; l'autre paire d'antennes est réduite. Par transparence, on distingue ventralement cinq paires d'appendices thoraciques et le tube digestif caché en partie par les glandes génitales ; dorsalement, le cœur, situé vers l'avant, est reconnaissable à ses contractions rythmées et, en arrière, une poche apparaît remplie d'œufs : la **poche incubatrice.**

Durant l'été, on ne rencontre **que des femelles.** Les œufs, à coque mince, se développent immédiatement pour donner sans fécondation, c'est-à-dire par **parthénogenèse,** de nouvelles femelles. Une génération se manifeste tous les dix jours environ et cela jusqu'à l'automne. A cette saison, la dernière génération comprend des mâles et des femelles. Il y a fécondation, mais les femelles ne pondent que deux œufs à coque épaisse. Ces œufs, dits « œufs d'hiver », passent la mauvaise saison à l'état de vie ralentie, éclosent au printemps en donnant chacun une femelle qui assurera la multiplication des individus par parthénogenèse. On parle de **parthénogenèse cyclique** (fig. 24).

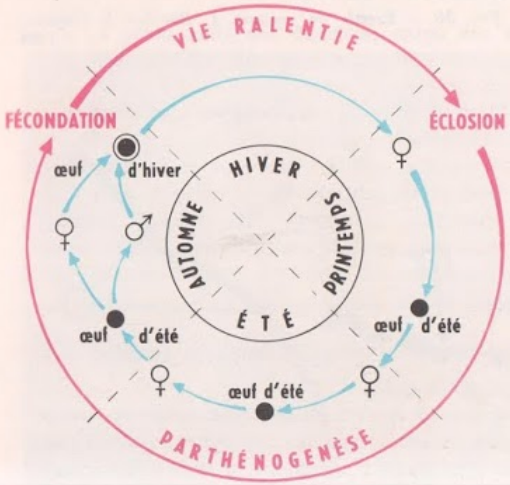
Cl. R.-H. Noailles



A B

Fig. 23. - A. *Daphnies ou « puces d'eau ».* B. 1. *Appendices thoraciques.* 2. *Petite antenne.* 3. *Grande antenne.* 4. *Œil.* 5. *Intestin.* 6. *Cœur.* 7. *Ovaire.* 8. *Poche incubatrice contenant des œufs.*

Fig. 24. - *La parthénogenèse chez les Daphnies.*



III. CHEZ LES BACTÉRIES

Ces « animalcules » (1) des infusions, observés pour la première fois à la fin du XVIIe siècle, font partie des microbes, ensemble des êtres caractérisés par leur taille microscopique. Jusqu'à Pasteur, on admettait que les Bactéries naissaient par génération spontanée ; pendant très longtemps, on leur a refusé le nom de cellule. Aujourd'hui, on a découvert chez ces êtres des manifestations de reproduction sexuée. Avant d'arriver à ces données récentes, dégageons les caractères généraux des Bactéries en commençant par une étude pratique.

(1) Actuellement, on place les Bactéries au voisinage du règne végétal.

A - ÉTUDE PRATIQUE

Le Bacille subtil Le Bacille subtil est une Bactérie qui s'obtient très facilement en faisant bouillir dans de l'eau, pendant quelques minutes, du foin préalablement haché. La filtration permet de recueillir un liquide, légèrement jaunâtre, qui est abandonné pendant 48 heures dans un cristallisoir. Le liquide se trouble et à la surface de l'infusion se développe une pellicule, un **voile.** Un fragment du voile examiné au microscope montre des files plus ou moins parallèles de **bâtonnets.** Chaque bâtonnet est un Bacille subtil. L'observation à un fort grossissement (fig. 25) donne une idée de la taille du Bacille : 4 μ/1 μ environ.

Frottis de yogourt Prendre un peu de yogourt frais et le diluer dans de l'eau. Étaler cette « suspension » blanche sur une lame de verre, laisser sécher et fixer la préparation en la recouvrant de quelques gouttes d'alcool à 90° (1 minute). Enlever l'alcool et colorer avec quelques gouttes de bleu de toluidine phéniqué (1 minute). Rincer et observer au microscope (fig. 26).

Il apparaît des **bâtonnets** colorés en bleu, plus grands que le Bacille subtil, disposés en files assez courtes. Souvent, des sphérules sont visibles dans la préparation ; ce sont des **Coques,** autre forme de Bactéries.

Frottis de mucus nasal

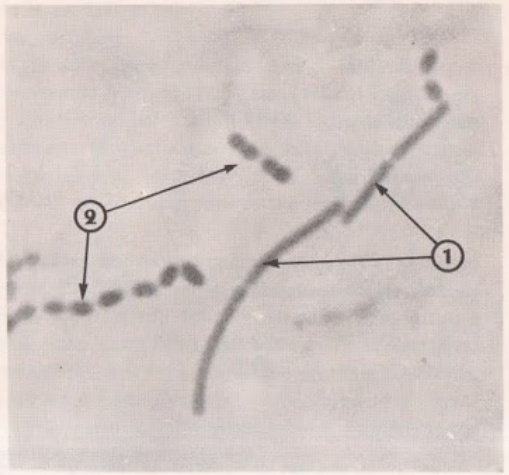
Réaliser un frottis de mucus nasal comme un frottis sanguin.

Cl. Laporte

× 1 300

FIG. 25. - *Le Bacille subtil.*

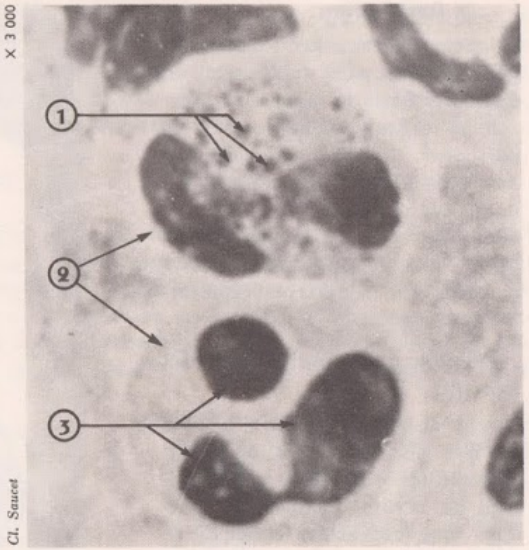
FIG. 26. - *Frottis de yogourt.* 1. *Bacilles.* 2. *Coques.* × 2 000



Cl. Saucet

FIG. 27. - *Frottis de mucus nasal.* 1. *Microcoques phagocytés.* 2. *Globules blancs.* 3. *Noyau polylobé.*

× 3 000



Cl. Saucet

Faire la coloration au panchrome de Laveran et observer au microscope (fig. 27).

Des globules blancs, plus ou moins déformés, renferment des petites boules assez semblables à celles vues dans le yogourt : des **Coques.** Cette préparation fait ressortir deux propriétés des globules blancs : diapédèse et phagocytose (voir Livre de 3e, p. 158).

Ces observations sommaires appellent quelques compléments. Déjà plusieurs points importants sont à souligner : la petite taille des Bactéries, leur grand pouvoir de multiplication (le Bacille subtil envahit le milieu de culture en 48 heures) ; parmi les Bactéries, certaines sont pathogènes, mais beaucoup sont inoffensives, voire utiles.

B - COMPLÉMENTS A L'ÉTUDE PRATIQUE CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES BACTÉRIES

La petite taille des Bactéries exige des moyens optiques puissants, des techniques très précises pour faire apparaître leur structure.

Caractères morphologiques Si on a reconnu depuis longtemps, chez les Bactéries, l'existence d'une membrane et de cytoplasme, on a beaucoup hésité pour leur attribuer un noyau ; on a d'abord parlé de noyau diffus. Bien qu'il y ait entre les cytologistes des divergences quant à la structure du noyau, tous reconnaissent l'existence « d'un appareil nucléaire ». Cet appareil nucléaire, très simple, est formé d'ADN, sans protéine (il y en a dans les noyaux typiques) et sans membrane nucléaire. La présence d'ADN, dont nous connaissons l'importance, est un caractère suffisant pour attribuer aux Bactéries un noyau appelé **chromidium** ou **nucléoïde.**

Caractères physiologiques **1° Nutrition.**

Les Bactéries pullulent dans tous les milieux et, mises à part quelques Bactéries du sol, toutes sont **hétérotrophes.** Si on reprend les exemples de l'étude pratique, on voit que l'infusion avait pour but de faire passer en solution des substances nutritives contenues dans le foin, substances indispensables au développement du Bacille subtil. Le Bacille du yogourt trouve dans le lait un milieu particulièrement riche.

2° Respiration.

Les exigences vis-à-vis de l'oxygène de l'air sont très variables. Certaines Bactéries exigent de l'air comme le Bacille subtil ; pour s'en persuader, il suffit de rappeler son développement en surface (le voile) dans l'infusion de foin. D'autres sont anaérobies plus ou moins strictes ; c'est le cas du Bacille du yogourt qui constitue un des nombreux ferments lactiques.

3° Reproduction et sporulation (fig. 28 et 29).

La disposition du Bacille subtil en files plus ou moins parallèles rappelle les « chapelets » des cellules de Levure. Quand les conditions sont favorables, le Bacille se coupe en deux ; chaque moitié représente **un individu,** qui croît et se divise à son tour. Le rythme des divisions est rapide (2 à l'heure) et la prolifération aboutirait à des chiffres considérables (100 000 milliards en 24 h) si elle n'était pas limitée par l'épuisement du milieu. Qu'advient-il dans ce cas ? Si certaines Bactéries passent à l'état de vie ralentie, d'autres espèces vont se « condenser » en une masse ovoïde entourée d'une membrane épaisse, **la spore** (fig. 28). Cette forme assure une dissémination facile et une résistance aux fortes températures. C'est ainsi que l'ébullition n'a pas tué les spores adhérentes au foin utilisé pour l'infusion.

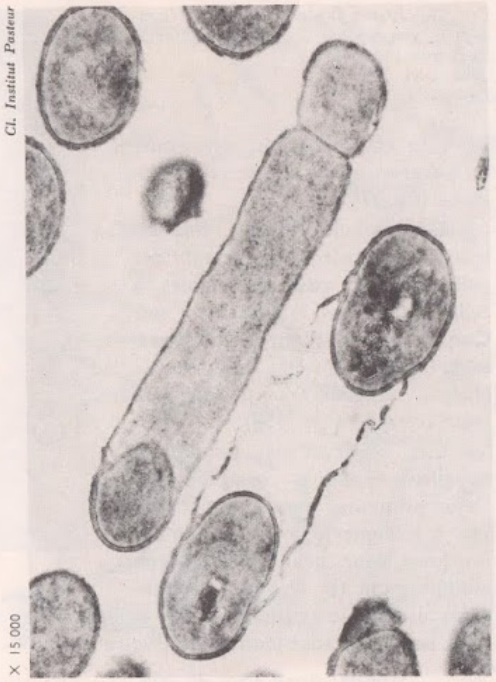


FIG. 28. - *Formation des spores chez le Bacille subtil.*

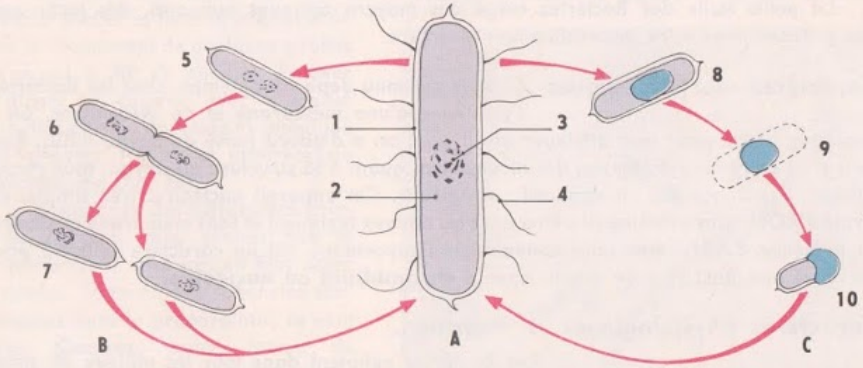


FIG. 29. - *Le Bacille subtil, structure* (A), *multiplication* (B) *et sporulation* (C). 1. *Membrane gélatineuse.* 2. *Cytoplasme.* 3. *Nucléoïde.* 4. *Cil.* 5. *Division du nucléoïde.* 6. *Division du cytoplasme.* 7. *Séparation et croissance des Bacilles.* 8. *Formation de la spore.* 9. *Libération de la spore après désagrégation du Bacille.* 10. *Germination de la spore.*

C - MULTIPLICATION ET SEXUALITÉ CHEZ LES BACTÉRIES

Jusqu'en 1946, on admettait que le seul mode de multiplication des Bactéries résidait dans la simple division décrite à propos de la reproduction des Bactéries. Seule existait une multiplication végétative par scissiparité. Une expérience réalisée par Tatum et Lederberg sur un Colibacille (fig. 30) a ouvert des horizons dans le domaine de la sexualité des Bactéries. Le Colibacille, que nous appellerons A^+B^+, possède un pouvoir de synthèse extraordinaire, puisqu'il peut se développer sur un milieu très pauvre, composé de sels d'ammonium et de glucose.

Traité aux rayons X, il donne deux races « mutantes » qui ne se contentent plus du milieu synthétique primitif ; il faut apporter à chacune d'elles des substances « de croissance » différentes, pour voir se développer des colonies. Appelons ces souches A^+B^- et A^-B^+, le signe $^-$ indiquant qu'il manque à chacune quelque chose. Les « mutants », mis en présence, se développent sur un milieu pauvre ; les individus retrouvent la propriété, disons le caractère, des parents A^+B^+ de se développer sur un « milieu minimum ». La stérilité du « mutant » est levée par la présence de l'autre. Des « recombinaisons » génétiques ont permis de retrouver les caractères génétiques des parents ; cela implique **un échange, une conjugaison, un processus sexuel,** sexualité en rapport avec l'ADN mis en évidence dans le noyau.

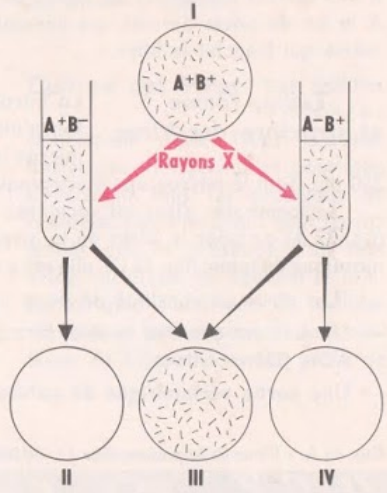


FIG. 30. - *L'expérience de Lederberg et Tatum.*

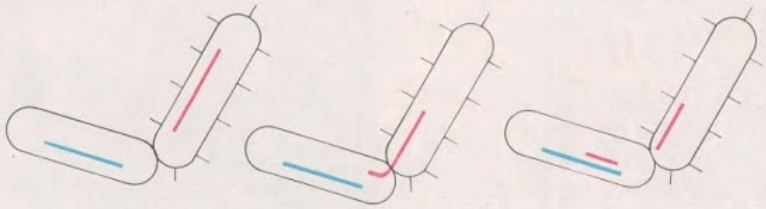


FIG. 31. - *Conjugaison de deux Bactéries. Un fragment de chromosome du donneur est passé dans l'accepteur entraînant une recombinaison génétique.*

Depuis cette expérience, on a vu au microscope électronique des couples de Bactéries conjuguées et des chromosomes (fig. 31) ; d'autres expériences sont venues confirmer et prolonger la première : en 1952, Hayes met en évidence une différenciation sexuelle avec Bactéries donatrices et Bactéries réceptrices, Wollmann et Jacob découvrent le mécanisme de transfert génétique, dressent une carte chromosomique.

L'étude de la sexualité des Bactéries fait ressortir la généralité du phénomène qui intéresse même les êtres vivants considérés comme les plus inférieurs.

IV. CAS PARTICULIER DES VIRUS

Les **Virus,** « poisons » au sens étymologique du terme, sont restés très longtemps énigmatiques quant à leur structure. Le Dr Roux, disciple de Pasteur, avait pressenti l'existence de ces « germes », impossibles à voir et à cultiver, et les avait qualifiés « d'êtres de raison » (êtres dont l'existence était évidente par le raisonnement). Assimilés à des toxines traversant les filtres de porcelaine, ils ont été appelés « virus filtrables ». A la fin du siècle dernier, on démontra que ce n'est pas une toxine mais le germe lui-même qui franchit le filtre.

Taille, forme et structure des Virus

La filtration des Virus laisse supposer une taille très petite. On n'utilise plus comme unité le micron (μ), mais le millimicron (mμ). L'échelle de grandeur s'étend de 10 mμ à 350 mμ. Seul le microscope électronique permet de les voir et d'étudier leur structure.

La forme des Virus est variable : elle est sphérique pour le Virus de la poliomyélite (fig. 32 A) ou pour le Virus de la grippe (fig. 32 B) ; elle est allongée pour le Virus de la mosaïque du tabac (fig. 32 C), elle est « en raquette » pour les Bactériophages (fig. 32 D et E).

Un Virus est constitué de deux parties qui forment la particule virale, ou **virion :**

— Un élément essentiel central formé d'**un seul acide nucléique,** ARN (Ribovirus) ou ADN (Désoxyvirus) ;

— Une partie périphérique de nature protidique appelée **enveloppe** ou **capside.**

FIG. 32 A. - *Virus de la poliomyélite (× 50 000).*

FIG. 32 B. - *Virus de la grippe (× 60 000).*

Clichés Institut Pasteur

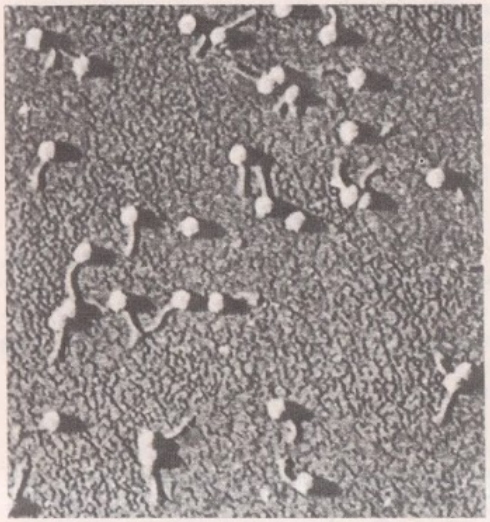
Cl. Institut Pasteur

FIG. 32 C. - *Virus de la mosaïque du Tabac (× 40 000).*

Cl. Institut Pasteur

FIG. 32 D. - *Bactériophages s'attaquant à une Bactérie (× 30 000).*

FIG. 32 E. - *Les mêmes Bactériophages, grossis 60 000 fois.*



Cl. Institut Pasteur

Culture des Virus

Les cellules vivantes renferment deux types d'acides nucléiques indispensables pour que s'effectuent tous les processus de synthèse. Les Virus, qui sont caractérisés par la présence d'un seul acide nucléique, ne peuvent se multiplier qu'à l'intérieur de cellules vivantes et aux dépens de leur système de biosynthèse. On parle de

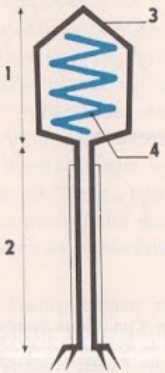


FIG. 33. - *Structure schématique d'un Bactériophage.* 1. *Tête.* 2. *Queue.* 3. *Enveloppe protéique (capside).* 4. *ADN.*

parasitisme intracellulaire obligatoire. Deux conséquences découlent de cette propriété :

— Pas de multiplication des Virus hors des cellules (sans pour autant que cela implique la mort des Virus) ;

— Impossibilité de cultiver les Virus sur les milieux bactériologiques classiques, nécessité d'un milieu vivant (culture sur œufs de Poule en incubation [fig. 34] par exemple).

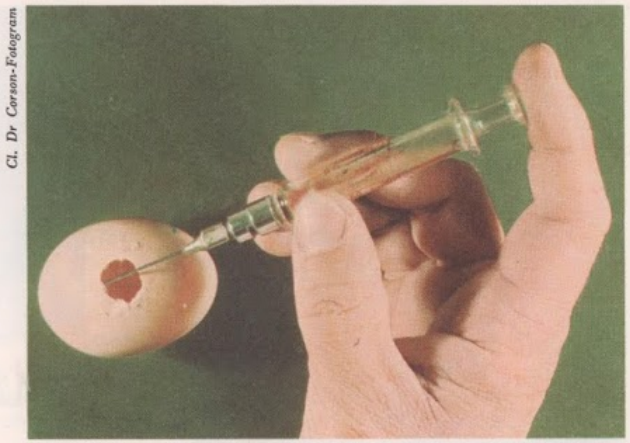


FIG. 34. - *Ensemencement de Virus dans un œuf en incubation.*

Multiplication des Virus L'acide nucléique porteur de « l'information génétique » nécessaire à la continuité de « l'espèce » est capable de se reproduire par duplication dans la cellule vivante. La pénétration du Virus est suivie « d'une éclipse » ; la particule virale est dissociée et intégrée au métabolisme de la cellule parasitée. Le Virus impose un « modèle génétique » et **dévie à son profit** les produits de l'activité synthétique de son hôte, activité qui brusquement s'accélère. De **nouvelles particules virales** s'édifient alors que disparaissent les structures cellulaires normales (fig. 35). La cellule devient un réservoir de Virus qui sont souvent libérés par éclatement. Ce processus, valable pour les Bactériophages, peut présenter des variantes chez certains types de Virus.

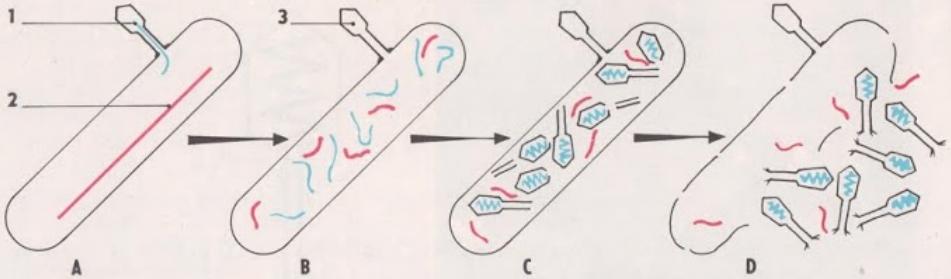


FIG. 35. - *Multiplication d'un Virus bactériophage.* (A). *Le matériel génétique du phage est injecté dans la Bactérie et provoque* (B) *la synthèse d'ADN viral, puis celle* (C) *des enveloppes ; après quoi, la destruction de la Bactérie* (D) *libère les Virus.* 1. *ADN viral.* 2. *Matériel génétique de la Bactérie.* 3. *Fantôme.*

Virulence des Virus Des expériences ont montré que seul l'acide nucléique est porteur de la virulence. Cette virulence peut subir des variations et être atténuée en plaçant le Virus dans des conditions particulières de multiplication (méthode pour obtenir les vaccins). Si les Virus restent des « poisons » dangereux, on a mis en évidence, dans certains cas, qu'ils causent des affections inapparentes aboutissant à l'immunité (poliomyélite par exemple) ; des infections latentes peuvent se prolonger dans la descendance d'un individu et se manifester « sous l'influence de facteurs déclenchants » (cas de certaines tumeurs). Pour quelques Virus, il y a symbiose avec les cellules de l'hôte et la présence du Virus est loin d'être néfaste.

Les Virus offrent une structure cellulaire et un métabolisme assez différents des autres êtres vivants. Ils possèdent néanmoins des propriétés de la vie, ne serait-ce que leur pouvoir de multiplication qui apparaît comme un cas particulier, mais susceptible de contribuer à résoudre un certain nombre de problèmes biologiques.

CONCLUSION

Rapport entre multiplication végétative et reproduction sexuée Notion de clone

Précisons tout de suite que multiplication végétative et reproduction sexuée ne s'excluent pas l'une l'autre, puisque ces deux modes de reproduction se rencontrent à l'intérieur d'une même espèce.

La reproduction sexuée est caractérisée par l'alternance de deux phénomènes : **réduction chromatique** et **fécondation.** Elle est liée à la production de gamètes qui, par le fait de la réduction chromatique, sont porteurs de potentialités légèrement différentes. L'œuf, issu de la fécondation, est le fruit d'une **combinaison nouvelle ;** il est à l'origine d'un individu nouveau, jamais réalisé. Le « brassage du patrimoine héréditaire » assure une grande variété à l'intérieur de l'espèce, car les individus qui la composent sont **génétiquement différents.** L'étude de la sexualité des Bactéries nous enseigne que l'essentiel de la reproduction sexuée ne réside pas dans la séparation des sexes au sens morphologique, mais dans la formation d'une cellule à partir de deux cellules apportant chacune **« son hérédité ».** Le phénomène qui s'étend alors des Bactéries à l'Homme constitue un aspect de l'unité du monde vivant.

La multiplication végétative n'assure jamais **le renouveau de l'espèce.** Un individu se multiplie, mais les **« fragments »** sont **identiques** entre eux et semblables à l'original. Le lien de parenté qui unit les individus nés par multiplication végétative est beaucoup plus étroit que si la reproduction sexuée intervient ; la ressemblance est totale, aux dépens de la « personnalité ». C'est pour cette raison que les expériences de Trembley qui, d'un coup de scalpel, faisait naître des individus, ont entraîné de subtiles discussions philosophiques. Sans entrer dans ces considérations, il faut bien voir que la multiplication végétative revient à un cas particulier de **croissance ;** elle est liée au pouvoir de régénération d'un individu. Son efficacité n'est pas à mettre en doute puisqu'elle assure une propagation rapide et l'installation de populations denses. Elle assure la survivance de la souche et en conserve intégralement les caractères.

A la différence de la reproduction sexuée, la multiplication végétative, comme la parthénogenèse, assure la pérennité de l'espèce à partir **d'un seul individu.** Tous les individus provenant d'un individu **unique** constituent un **clone.**

QUATRIÈME PARTIE

QUELQUES PROBLÈMES DE GÉNÉTIQUE ET D'ÉVOLUTION

I

GÉNÉTIQUE

Cl. Vallin

FIG. 1. - *Rameau de Bourdaine.*

LA VARIATION

Les êtres vivants transmettent à leurs descendants un ensemble de caractères ; ce phénomène très familier a reçu le nom d'hérédité. Devant les « caprices de transmission », l'hérédité a été considérée pendant longtemps comme une force mystérieuse, indépendante de toutes lois. Un fait cependant subsistait : la descendance d'un couple de Souris, par exemple, est toujours constituée de Souris ; des graines de Haricot ne peuvent donner que des « pieds » de Haricot. Cela est à la base de la notion d'espèce avec ses caractères spécifiques qui seront précisés plus loin.

Cette stabilité déjà considérable présente des variations. C'est ainsi qu'une Souris peut être à poil gris ou blanc et que sa taille varie de 7 à 11 centimètres ; une graine de Haricot est blanche, noire, marbrée... et pèse de 20 à plus de 100 centigrammes. Couleur du pelage et taille de la Souris, couleur du tégument et poids de la graine de Haricot sont des caractères individuels, insuffisants pour exclure de son espèce l'individu considéré.

Reprenons l'exemple des Souris. Un couple de Souris blanches isolé d'un élevage donne une descendance de Souris blanches, mais si les parents mesuraient 9 centimètres, toute la descendance ne sera pas faite de Souris de 9 centimètres. Dans les caractères individuels, il faut donc distinguer les caractères héréditaires et les caractères non héréditaires ; chaque type de caractère présente des variations.

I. LA VARIATION CONTINUE

Les caractères non héréditaires sont quantitatifs, mesurables, et, à partir d'un grand nombre d'individus, il est possible d'appliquer la méthode statistique à la biologie ; c'est la **biométrie.**

A - ÉTUDE BIOMÉTRIQUE

Cette étude a été faite pour la première fois en 1844 et elle a porté sur la variation de la taille de l'Homme adulte. Pour les mensurations, on s'est adressé à 1 000 soldats nord-américains qui représentent une **population,** c'est-à-dire un ensemble d'individus de même espèce, vivant dans un endroit donné. Les Hommes adultes sont en effet « grands » « moyens » ou « petits » ; dans la population choisie, les résultats ont été les suivants : la taille varie de 1,50 m à 1,875 m avec un maximum d'individus mesurant 1,675 m.

Nous choisirons deux exemples ; ils nous permettront d'abord de voir la méthode d'étude de la variation continue et de définir les paramètres caractéristiques ; le deuxième exemple sera repris pour généraliser et interpréter la variation continue.

Méthode et résultats Les mesures quantitatives sont généralement désignées par le terme de **« variable » ;** celui de caractère est réservé aux observations qualitatives. Deux cas peuvent se présenter : ou bien la variable est discontinue, c'est-à-dire ne peut prendre que des valeurs bien déterminées qui se traduisent par des nombres entiers (nombre de pétales, nombre de nervures, nombre d'enfants...), ou bien la variable est continue, et dans ce cas le nombre des valeurs possibles est infini (tailles, poids, âges...).

Premier exemple : variable discontinue

Un arbrisseau, la Bourdaine (fig. 1), présente des feuilles alternes, simples dont les nervures saillantes, en nombre variable, sont faciles à compter. Sur 271 feuilles on a obtenu les chiffres suivants :

Nombre de nervures	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Nombre de feuilles	4	8	18	30	34	40	43	35	32	21	3	3

Le nombre de feuilles ayant le même nombre de nervures constitue une **fréquence** (1). La population est répartie en 12 **classes** possédant respectivement 5, 6, 7..., 16 nervures.

Deuxième exemple : variable continue

Ce deuxième exemple portera sur l'étude de la variation du poids de graines de Haricot de même sorte (à fleurs blanches et à graines blanches). Le poids d'une graine oscille entre 21 et 90 centigrammes. Entre ces deux valeurs, toutes les valeurs sont possibles, mais pratiquement les observations sont limitées. On groupe les mesures en classes d'égale étendue, soit 5 centigrammes dans l'exemple choisi.

(1) On dit aussi fréquence absolue.

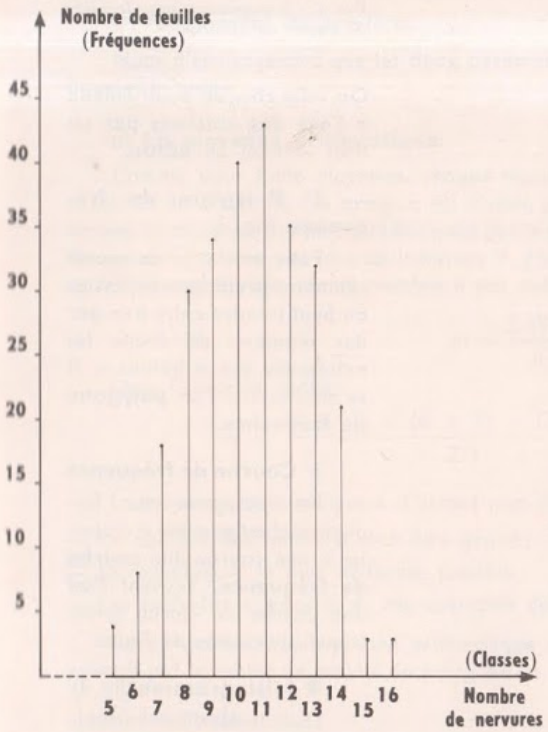


FIG. 2. - *Diagramme en bâtons pour les nervures de 271 feuilles de Bourdaine.*

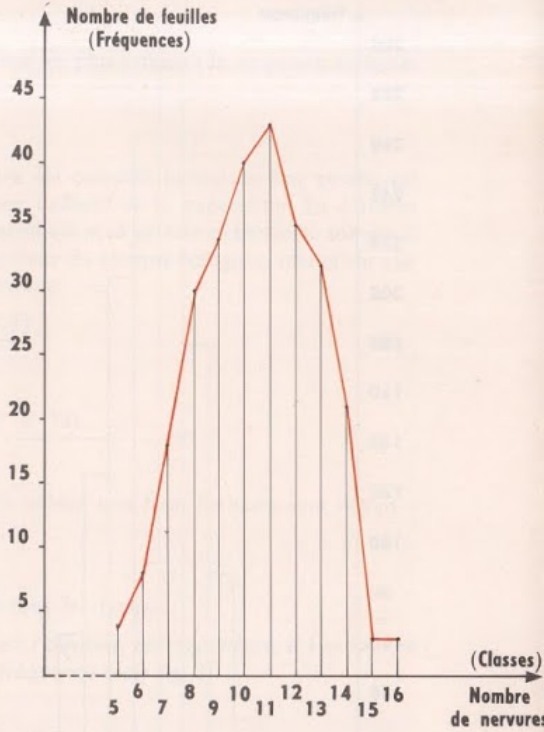


FIG. 3. - *Polygone de fréquence (en rouge) pour le même exemple.*

Le tableau suivant consigne les résultats obtenus :

Poids des graines (en cg)	21 à 25	26 à 30	31 à 35	36 à 40	41 à 45	46 à 50	51 à 55	56 à 60	61 à 65	66 à 70	71 à 75	76 à 80	81 à 85	86 à 90
Fréquences	2	14	32	89	182	293	267	209	130	66	26	17	9	1

Représentation graphique Pour traduire les résultats de manière simple et parlante, on construit des graphiques qui peuvent prendre différents aspects.

1° Diagramme en bâtons (fig. 2).

Sur deux axes de coordonnées, on porte en abscisses les différentes classes et en ordonnées les fréquences correspondantes. Pour l'exemple des feuilles de Bourdaine, on peut choisir 4 mm = 1 nervure sur l'axe des abscisses et 2 mm = 1 feuille sur l'axe des ordonnées.

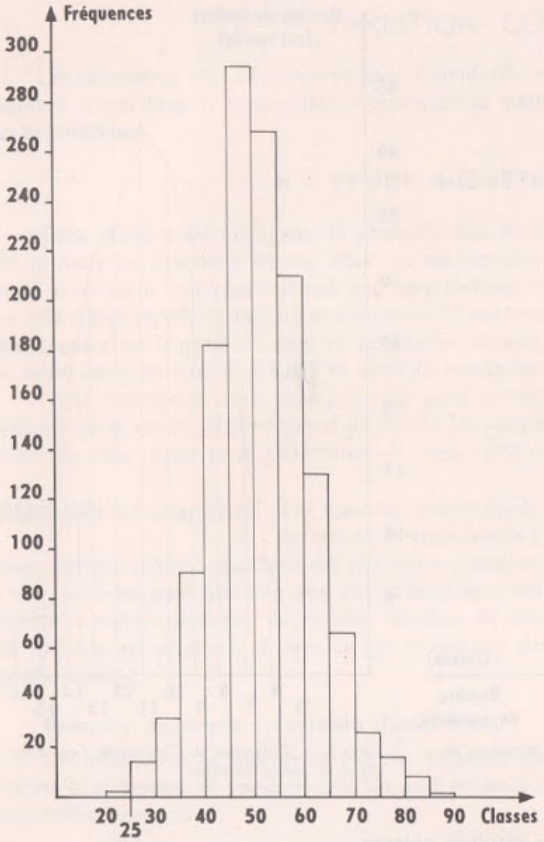


FIG. 4. - *Histogramme pour le poids de graines de Haricot.*

On relie chaque point obtenu à l'axe des abscisses par un trait vertical ou **bâton.**

2° Polygone de fréquence (fig. 3).

Pour améliorer la représentation graphique ci-dessus, on peut joindre entre eux par des segments de droite les extrémités des « bâtons ». Il se dessine alors un **polygone de fréquence.**

3° Courbe de fréquence

Au polygone de fréquence, il est possible « d'ajuster » une courbe dite **courbe de fréquence.** Souvent c'est une courbe en cloche symétrique, ou courbe de Gauss.

4° Histogramme (fig. 4).

Dans le cas d'une variable continue (poids de graines de Haricot, par exemple), on porte en abscisses les limites des classes. A partir de chacun de ces points, on élève une perpendiculaire dont la hauteur est égale à la fréquence de la classe comprise entre ce point et la limite suivante. Puis, on trace des segments de droite parallèles à l'axe des abscisses, de façon à obtenir une série de rectangles, tous de même largeur, dont la surface est proportionnelle à la fréquence.

Paramètres caractéristiques Si les tableaux et les graphiques ont l'avantage de rassembler tous les chiffres obtenus, ils ont l'inconvénient de se prêter assez mal aux comparaisons. On a cherché à réduire les données, à les remplacer par un petit nombre de **paramètres** caractérisant une distribution de fréquence. Ces paramètres forment deux catégories : les uns définissent la **position,** les autres la **dispersion** des observations ; les premiers correspondent à des valeurs centrales autour desquelles sont réparties les mesures, les seconds permettent d'évaluer cette répartition, l'amplitude de la variation. Nous donnerons dans chaque cas une application numérique à l'aide des chiffres fournis par les feuilles de Bourdaine (voir tableau p. 308).

1° Paramètres de position.

Nous n'envisagerons que les deux paramètres les plus utilisés : la moyenne arithmétique et le mode.

a) La moyenne arithmétique.

Comme pour toute moyenne, chaque mesure est comptée autant de fois qu'elle est constatée et la somme des produits est divisée par l'effectif de la population. En d'autres termes, la moyenne arithmétique désignée par le symbole m se calcule en faisant la somme Σ des valeurs fournies par tous les individus $V.f$ (valeur de chaque catégorie multipliée par sa fréquence), divisée par le nombre n des individus.

$$m = \frac{\Sigma\,(V.f)}{n}$$

Dans l'exemple choisi :

$$m = \frac{(5 \times 4) + (6 \times 8) + (7 \times 18) \ldots\ldots}{271} = 10{,}46$$

La moyenne arithmétique a d'autant plus de valeur que trois facteurs sont réunis :

— Le nombre des individus doit être grand ;
— La population, le plus uniforme possible ;
— Les individus « mesurés », représentatifs de tous les types.

Graphiquement, la moyenne arithmétique est l'abscisse correspondant à l'ordonnée passant par le centre de gravité du polygone de fréquence (voir fig. 3).

b) Le mode.

Le mode correspond au type présentant la plus grande fréquence, c'est-à-dire renfermant le plus grand nombre d'individus. Dans l'exemple des nervures, le mode est 11 puisque la plus grande fréquence est 43. Le polygone à un seul sommet est dit **polygone unimodal.** Si le polygone est parfaitement symétrique, le mode et la moyenne coïncident.

2° Paramètres de dispersion.

La « position » des observations est le plus souvent caractérisée par la moyenne arithmétique ; nous nous contenterons de définir la « dispersion » à partir des écarts par rapport à cette moyenne. Plus les écarts seront petits, plus la dispersion sera faible.

a) Écart moyen arithmétique.

Tous les écarts par rapport à la moyenne sont affectés du signe +. Chaque valeur est multipliée par la fréquence correspondante et la somme des produits divisée par l'effectif de la population. La colonne 4 du tableau de la page 312 permet de calculer l'écart moyen arithmétique.

$$\frac{\text{Somme arithmétique des écarts}}{\text{Effectif}} = \frac{524{,}62}{271} = 1{,}93$$

L'écart est d'autant plus faible que les mesures sont plus groupées.

Tableau récapitulatif des chiffres permettant de calculer les paramètres de dispersion dans le cas des feuilles de Bourdaine.

Classes	Écarts par rapport à m (10,46)	Fréquences	Calcul de la somme arithmétique des écarts	Calcul de la somme des carrés des écarts
5	— 5,46	4	5,46 × 4 = 21,84	(— 5,46)² × 4 = 119,2464
6	— 4,46	8	4,46 × 8 = 35,68	(— 4,46)² × 8 = 159,1328
7	— 3,46	18	3,46 × 18 = 62,28	(— 3,46)² × 18 = 215,4888
8	— 2,46	30	2,46 × 30 = 73,80	(— 2,46)² × 30 = 181,5480
9	— 1,46	34	1,46 × 34 = 49,64	(— 1,46)² × 34 = 72,4744
10	— 0,46	40	0,46 × 40 = 18,40	(— 0,46)² × 40 = 8,4640
11	+ 0,54	43	0,54 × 43 = 23,22	(+ 0,54)² × 43 = 12,5388
12	+ 1,54	35	1,54 × 35 = 53,90	(+ 1,54)² × 35 = 83,0060
13	+ 2,54	32	2,54 × 32 = 81,28	(+ 2,54)² × 32 = 206,4512
14	+ 3,54	21	3,54 × 21 = 74,34	(+ 3,54)² × 21 = 263,1636
15	+ 4,54	3	4,54 × 3 = 13,62	(+ 4,54)² × 3 = 61,8348
16	+ 5,54	3	5,54 × 3 = 16,62	(+ 5,54)² × 3 = 92,0748
		271	524,62	1 475,4236

b) **Écart type.**

Au lieu de prendre les valeurs absolues ou arithmétiques des écarts, on peut prendre leurs carrés. La moyenne des carrés des écarts porte le nom de carré moyen ou **variance.** La racine carrée de la variance est l'écart type σ qui est déterminé par la formule suivante :

$$\sigma = \sqrt{\frac{\Sigma (X^2 . f)}{n}}$$

— n représente le nombre d'individus ;

— X, la variation pour chaque classe, obtenue en soustrayant de la valeur de la classe celle de la moyenne. Les chiffres inférieurs à la moyenne sont négatifs, les chiffres supérieurs à la moyenne sont positifs ; X^2 étant un carré est donc toujours positif ;

— f, la fréquence de chaque classe.

L'application numérique à partir des chiffres du tableau nous donne :

$$\sigma = \sqrt{\frac{1475,4236}{271}} = 2,33$$

L'écart type s'exprime avec les mêmes unités que la moyenne; cela peut présenter des inconvénients. On préfère alors utiliser le **coefficient de variabilité :** K, qui s'exprime en pourcentage.

$$K = \frac{\sigma \times 100}{m} \text{ soit } \frac{2,33 \times 100}{10,46} = 22,27\ \%$$

L'écart type permet de calculer l'**erreur probable de la moyenne** qui indique les limites de fluctuation de la véritable moyenne établie sur la population **totale.**

La formule suivante trouve son application :

$$\frac{\pm\ 0,6745 \times \sigma}{\sqrt{n}} \text{ soit } \frac{\pm\ 0,6745 \times 2,33}{\sqrt{271}} = \pm\ 0,09$$

($\pm$ 0,6745 est une constante).

La valeur moyenne est donc : 10,46 $\pm$ 0,09.

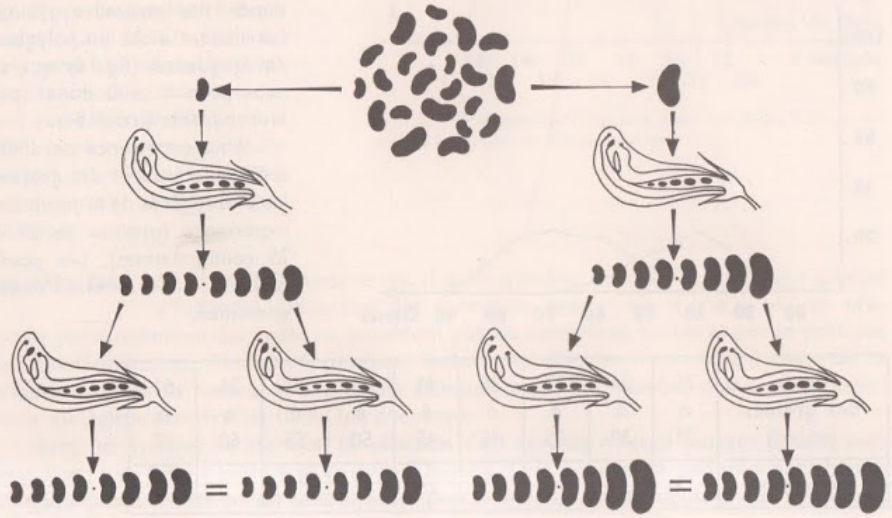
Plus l'écart type est fort, plus l'erreur probable est grande mais cette dernière est faible si le nombre des individus est grand.

B - INTERPRÉTATION DE LA VARIATION CONTINUE

Expériences Reprenons les résultats fournis par les graines de Haricot, résultats consignés dans le tableau de la page 309. Ces résultats nous ont permis de tracer un histogramme (fig. 4). On peut aussi construire le polygone de fréquence (fig. 6). Ce polygone est unimodal et le mode se situe entre 46 et 50. Qu'advient-il si on sème les types extrêmes, c'est-à-dire les graines les plus lourdes ou les graines les plus légères ?

Les graines lourdes (86 à 90 centigrammes) produisent des plants de Haricot dont les fleurs, par autofécondation, fournissent des graines (fig. 5). L'expérience a montré que

FIG. 5. - *Schéma d'une expérience réalisée avec des graines de Haricot de poids différents.*



les poids de ces graines étaient compris entre 36 et 90 centigrammes. Ils se répartissent de la manière suivante :

Poids des graines (en cg)	36 à 40	41 à 45	46 à 50	51 à 55	56 à 60	61 à 65	66 à 70	71 à 75	76 à 80	81 à 85	86 à 90
Fréquences	2	5	9	14	21	22	24	23	17	6	2

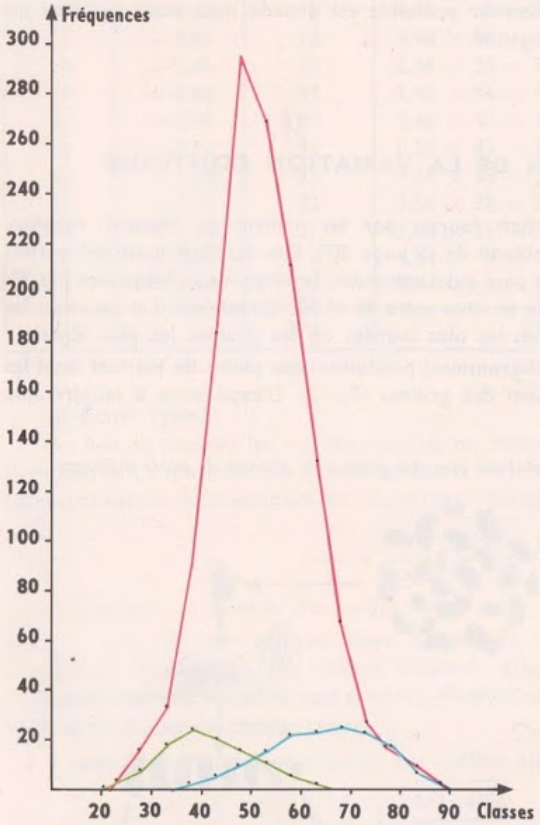


FIG. 6. - *Polygones de fréquence pour le poids de graines de Haricot.*

Là encore on peut tracer un polygone de fréquence mais il est bon de le faire sur les données du graphique initial (tracé rouge, fig. 6).

On reprend les graines les plus lourdes de cette deuxième expérience et on les sème pour obtenir une descendance. Les nouvelles graines fournissent alors un polygone de fréquence (fig. 6) qui se superpose à celui donné par leur parents (tracé bleu).

Une expérience parallèle a été faite à partir des graines les plus légères de la première expérience (graines de 21 à 25 centigrammes). Les poids oscillent entre 21 et 65 centigrammes.

Poids des graines (en cg)	21 à 25	26 à 30	31 à 35	36 à 40	41 à 45	46 à 50	51 à 55	56 à 60	61 à 65
Fréquences	2	7	18	23	20	16	10	5	2

On trace le polygone de fréquence (tracé vert, fig. 6).

En reprenant les graines les plus légères, on obtient une descendance dont le polygone de fréquence se superpose à celui donné par les parents (tracé vert).

Dans ce cas, la biométrie ne permet pas de soupçonner la nature hétérogène du matériel utilisé mais il n'en est pas toujours ainsi. Un exemple nous est fourni par la « fleur » de Chrysanthème (fig. 7) qui est en fait composée d'un grand nombre de fleurs groupées en capitule. Les fleurs de la périphérie du capitule possèdent une languette représentant la corolle alors que les fleurs internes, plus ou moins épanouies, ont une corolle régulière faite de cinq pétales soudés. En étudiant le nombre de fleurs à languette, on obtient un polygone à deux sommets (fig. 8), correspondant à deux modes : 13 et 21. On parle de **polygone bimodal.** Un polygone unimodal masque souvent une hétérogénéité ; ceci a été observé avec les graines du Haricot et c'est la **sélection** qui a permis de déceler un mélange.

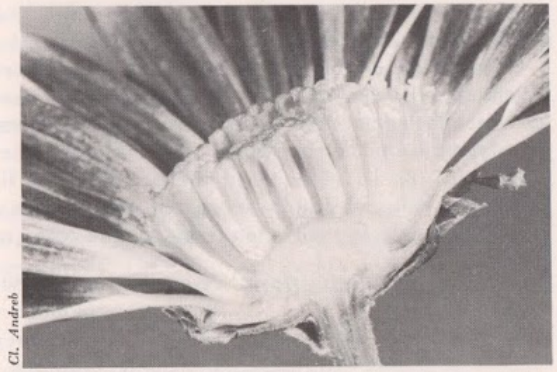


FIG. 7. - *Capitule de Chrysanthème vu en coupe.*

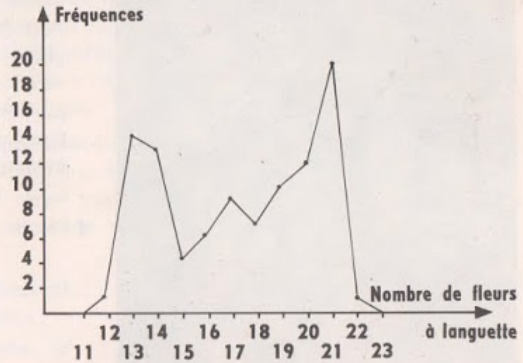


FIG. 8. - *Polygone de fréquence pour les fleurs à languette sur les capitules de Chrysanthèmes.*

La sélection Au cours des expériences, il a été question de choix au sein d'un groupe d'individus présentant des caractères précis ; les « élus » ont été préservés par élimination des types ne possédant pas les caractères voulus et par la pratique de l'autofécondation. **Choix, séparation, isolement, élimination** sont à la base de la **sélection.** Dans la nature, il existe une sélection naturelle, résultat d'une concurrence vitale qui laisse survivre les individus avantagés.

Avec les graines de Haricot, la sélection s'est révélée efficace puisque l'on a isolé deux types : un type « lourd » et un type « léger ». Une population apparemment homogène peut très bien être en fait hétérogène. Après sélection, il subsiste toutefois des variations,

car dans le type « lourd » les poids oscillent entre 36 et 90 centigrammes et dans le type « léger » entre 21 et 65 centigrammes.

Dans la mesure où la sélection aboutit à une descendance homogène, quand les générations qui se suivent se ressemblent et constituent de ce fait une **lignée pure,** les parents possèdent le même stock de potentialités ou **patrimoine héréditaire** appelé encore **génotype ;** ils sont de **race pure.** Toutes ces notions seront reprises à propos de l'hérédité (voir chap. 18). La sélection est **inefficace sur la lignée pure** ou sur la race pure ; **le mode** du polygone de fréquence est **caractéristique de la race.** Les variations n'affectent que l'aspect extérieur ou **phénotype,** que le corps ou soma : ce sont des **somations.**

Somations et fluctuations Pour mieux comprendre ce qu'est une somation, relatons une expérience faite sur le Topinambour. Le Topinambour est une plante herbacée dont la « fleur », qui en fait, est un ensemble de fleurs (Composée), rappelle la grande Marguerite ou mieux le Tournesol. Il possède des organes de réserve souterrains représentés par des tubercules riches en inuline. Les tubercules sont coupés en deux parties identiques ; une portion est cultivée en plaine, l'autre en montagne. Les plants présentent bientôt un aspect très différent (fig. 9 et 10) : la portion cultivée en plaine donne des plantes hautes de 2 mètres aux feuilles espacées le long de la tige ; la portion cultivée en montagne produit des tiges de quelques centimètres aux feuilles formant rosette. L'expérience peut très bien être réalisée à partir des graines. Des graines provenant d'un même pied cultivé en plaine sont semées les unes en plaine, les autres en montagne et dans la même terre, au besoin transportée. Même après plusieurs années de culture en montagne, les graines semées en plaine donnent une plante présentant l'aspect de basse altitude. **Le génotype n'a pas été atteint,** la variation purement somatique ou encore phénotypique est due au climat.

◀ Fig. 9. - *Topinambours cultivés en plaine.*

Fig. 10. - *Topinambour cultivé en montagne.*

Clichés Vallin

D'autres exemples montreraient que la variation continue est due aux conditions extérieures (nutrition, lumière, température) ou à l'influence de facteurs internes (sécrétions en particulier).

Les modifications individuelles non héréditaires, acquises au cours de la vie, constituent des **somations.** On réserve le terme de **fluctuations** aux petites variations qui apparaissent dès la naissance.

Conclusion Parmi les caractères individuels, on distingue ceux qui sont héréditaires et constituent les **caractères raciaux** et ceux qui ne sont pas héréditaires, qui présentent des **variations somatiques.** Les caractères acquis sous l'influence du milieu ne sont pas héréditaires.

II. LA VARIATION DISCONTINUE

Il existe un autre type de variation, la variation discontinue qui se manifeste dans une population et qui place l'individu **en dehors de la courbe de fréquence.** Cette variation brusque appelée **mutation** est **héréditaire.** Un ou plusieurs caractères sont touchés ; le mutant, c'est-à-dire l'individu porteur de caractères nouveaux, croisé avec le type originel, donne une descendance qui répond aux lois de l'hérédité qui seront vues plus loin. **Les mutations affectent donc le génotype.**

Les mutations se sont produites spontanément dans la nature ou dans les élevages. On peut en produire artificiellement. Chez tous les êtres vivants, elles ont été à l'origine de **nouveaux types héréditaires.** Il serait trop long de dresser une liste de toutes les mutations naturelles observées dans le monde vivant. Citons quelques exemples parmi tant d'autres :

— Le Renard argenté apparut brusquement en 1933 dans un élevage de Norvège ;

— Une petite Crucifère très commune, la Bourse-à-pasteur, présente deux mutations portant sur la constitution du fruit, typiquement formé de deux carpelles échancrés. En 1897, on signale sur la place du marché de Landau (Allemagne) des fruits formés de deux carpelles arrondis ; en 1908, à la gare d'Izeste (Basses-Pyrénées), des fruits à quatre carpelles au lieu de deux (fig. 11) ;

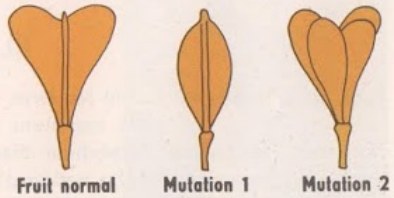


Fig. 11. - *Mutations portant sur la constitution du fruit de la Bourse-à-pasteur.*

— Les élevages de Drosophiles ont fourni des mutations intéressant la taille, la forme des ailes, la couleur des yeux... (fig. 12).

Beaucoup de mutations sont monstrueuses et éliminées. Les mutations utiles par contre sont retenues par les éleveurs qui les fixent en des races nouvelles. Une mutation est considérée comme utile quand le mutant présente un avantage sur ses parents : résistance aux maladies, qualité de la fourrure, qualité de la chair, productivité...

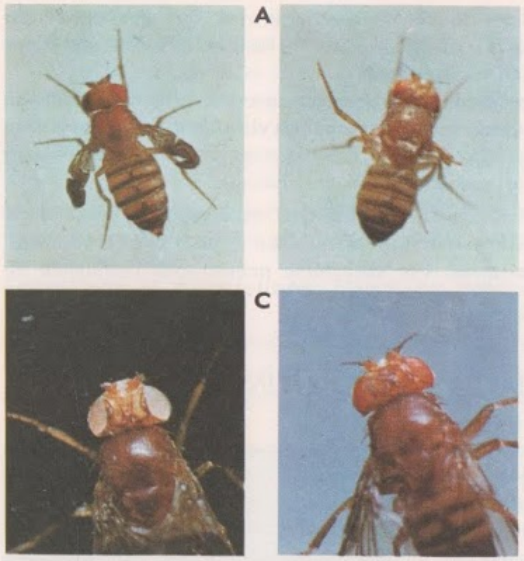


FIG. 12. - *Quelques mutations de la Drosophile. A. Ailes froissées, x 10. B. Ailes vestigiales, x 10. C. Yeux « white », x 15. D. Yeux « corail », x 15.*
Cl. Noailles

Somations et mutations trouvent une explication dans l'existence, chez un individu, de deux lignées cellulaires indépendantes : **le soma** et le **germen.** Le germen est représenté par les cellules sexuelles ; il forme une **lignée germinale** en se continuant d'un individu à sa descendance par les gamètes. C'est le **patrimoine de l'espèce.** Les autres cellules de l'organisme constituent le soma. **Le soma est propre à l'individu ;** il est sensible aux conditions du milieu, qui peuvent provoquer des somations.

III. L'ESPÈCE

Notion d'espèce Parmi les êtres vivants, certains présentent un ensemble de caractères communs qui permettent de leur donner le même nom. Le cultivateur, le chasseur, le pêcheur désignent par un nom français les animaux et les végétaux qu'ils reconnaissent. La notion d'espèce apparaît comme une réalité concrète basée sur une **comparaison instinctive.** Les zoologistes et les botanistes ont « normalisé », internationalisé les noms français en ne se fiant plus seulement à des caractères purement empiriques. Sur l'instigation d'un naturaliste suédois, Linné (1707-1778), ils utilisent deux noms latins : le premier désigne **le genre** auquel appartient l'espèce, le second, **l'espèce.** C'est ainsi que la Grenouille verte du familier de l'étang est devenue Rana esculenta pour le zoologiste.

Quels sont donc les critères scientifiques qui permettent de définir l'espèce ?

Critères de l'espèce **1° Critère de ressemblance.**

Quand l'analyse et la comparaison des caractères morphologiques aboutissent à une **similitude de forme,** il est possible d'attribuer le même

nom à différents individus. Mais ce critère d'identité morphologique devient rapidement insuffisant à cause du dimorphisme sexuel ou saisonnier très fréquent chez les animaux. Une morphologie identique n'est pas toujours la preuve que deux animaux appartiennent à la même espèce. C'est ainsi que l'Ascaris de l'Homme et l'Ascaris du Porc (parasites de l'intestin, voir p. 202) sont étrangement semblables mais constituent deux espèces différentes, car chacun d'eux ne peut se développer que chez son hôte habituel. Le critère morphologique est donc à prendre dans un sens très large : ressemblances morphologiques et **physiologiques.**

Buffon avait déjà compris l'insuffisance du critère morphologique au sens strict ; il écrivait : « La comparaison de la ressemblance des individus n'est qu'une idée accessoire et souvent indépendante de la succession constante des individus par la génération ; car l'Ane ressemble plus au Cheval que le Barbet au Lévrier, et cependant le Barbet et le Lévrier ne font qu'une même espèce, puisqu'ils produisent ensemble des individus qui peuvent eux-mêmes en produire d'autres, au lieu que le Cheval et l'Ane sont certainement de différentes espèces puisqu'ils ne produisent ensemble que des individus viciés et inféconds. »

Au critère de ressemblance, s'ajoute un **lien familial,** un critère d'interfécondité.

2° Critère d'interfécondité.

Que faut-il entendre par interfécondité ? L'interfécondité implique la **fécondation,** c'est-à-dire l'union d'un gamète mâle et d'un gamète femelle aboutissant à un **œuf** viable et le **développement** de cet œuf pour donner un adulte capable à son tour de se **reproduire.** La stérilité entre individus d'espèces différentes peut s'expliquer de diverses façons :

— Le plus souvent, la stérilité réside dans des **incompatibilités cellulaires** d'ordre mécanique, chimique ou chromosomique : le gamète mâle ne peut pénétrer dans l'ovule

FIG. 13. *Loup.*
Cl. Agence de Presse. « Novosti »

FIG. 14. *Coyote.*

Cl. Goldner

à cause de sa taille, ou bien le gamète mâle n'est pas « attiré » par l'ovule ; les substances chimiques élaborées par les parents ne sont pas identiques ; il n'y a pas homologie parfaite entre les chromosomes (taille, nombre, forme) ;

— La fécondation exige une **maturité sexuelle** à la même époque. Un décalage de maturité entraîne une interstérilité ; il y a **isolement dans le temps ;**

— Les espèces sont isolées par un **psychisme différent.** Haine, manque « d'attirance » ou seulement mœurs différentes séparent les espèces.

Des procédés artificiels (couveuse, fécondation artificielle, captivité) ont semblé mettre en échec le critère d'interfécondité mais, le plus souvent, la descendance s'éteint très vite. C'est le cas par exemple d'animaux morphologiquement différents qui se sont révélés interféconds en captivité : Loups (fig. 13), Coyotes (fig. 14), Chiens. De plus, ils sont considérés comme espèces différentes car, en liberté, leur distribution géographique, certains **facteurs écologiques** ne permettent pas les rencontres. Aussi faut-il envisager un troisième critère, le critère d'écologie.

3° Critère d'écologie.

La géographie isole les espèces. Des conditions de milieu bien précises se créent et les rapprochements se révèlent impossibles voire stériles. Ainsi, deux espèces de Drosophiles des montagnes Rocheuses, morphologiquement semblables, sont d'espèces différentes car l'une habite l'est et le sud où le climat est chaud et continental, l'autre vit dans le nord et l'ouest sous un climat humide et frais.

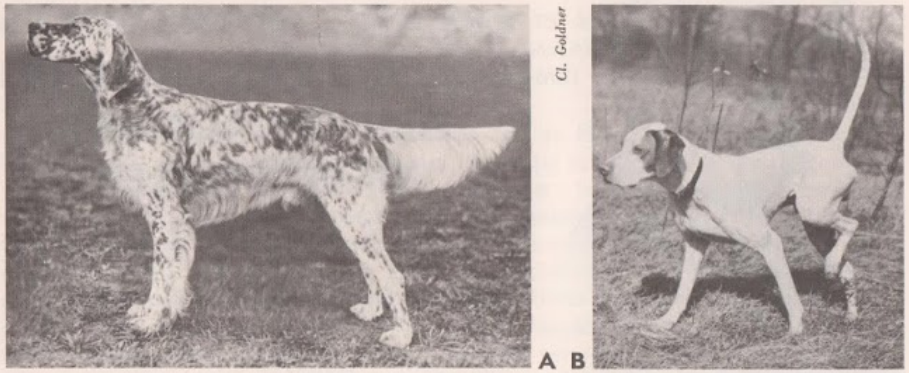
Définition de l'espèce Cuvier a formulé une définition reposant sur deux critères ressemblance et interfécondité : « L'espèce est une collection de tous les corps organisés nés les uns des autres ou de parents communs et de ceux qui leur ressemblent autant qu'ils se ressemblent entre eux. » Si cette définition est souvent suffisante, on cherche à être plus précis en se rapportant à trois couples de caractères : **Morphologie** et physiologie (critère de ressemblance), **Écologie** et distribution géographique (critère d'écologie), pas de **Stérilité** et interfécondité (critère d'interfécondité). **L'espèce = M. E. S.**

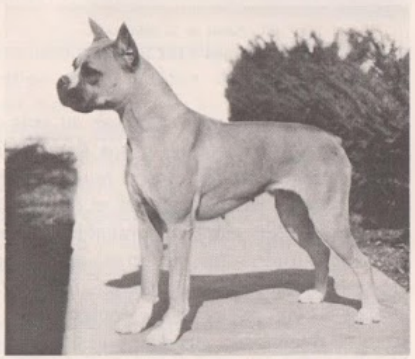
Idée de la diversité des races dans une espèce domestique : le Chien La sélection naturelle basée sur la concurrence vitale tend à **unifier l'espèce** autour d'un type moyen alors que la sélection artificielle tend à **pulvériser l'espèce** en races protégées par l'Homme.

La diversité des races de l'espèce Chien (fig. 15) est une observation très courante. Elle repose sur des caractères morphologiques (profil de la tête, silhouette générale du corps, format) mais pratiquement on désigne les Chiens par leur rôle : « Chiens de berger », « Chiens de garde », « Chiens de chasse »...

Le genre Canis apparu à la fin de l'ère tertiaire s'est vite différencié en trois types : Chien, Loup, Chacal. **La diversification de l'espèce** Chien semble avoir **précédé la domestication.** On aurait en effet découvert, datant du Néolithique, « une collection complète de Chiens comprenant un Basset, un Chien courant, un Chien d'arrêt, un Chien de berger, deux Lévriers, un Chien-Loup et plusieurs Dogues ».

Après son apparition, l'espèce Chien a dû présenter une **grande variabilité** dès son origine. Par le dressage, l'Homme n'a fait qu'exploiter une **prédisposition héréditaire.**





Cl. Goldner

FIG. 15 - *Diverses races de Chiens. A. Setter. B. Pointer. C. Boxer.*

CONCLUSION

Cette étude nous a permis de définir deux types de caractères : **les caractères de l'espèce** (caractères spécifiques) et les **caractères individuels** (caractères raciaux héréditaires, caractères affectant le soma). Elle a fait ressortir l'existence d'une apparente **contradiction** entre le fait de l'**hérédité** (tendance à ressembler aux ancêtres) et celui de la **variation** (tendance à s'éloigner du type ancestral).

Les caractères spécifiques assurent la stabilité des espèces. Cette stabilité n'est pas immuable car il s'est produit une évolution des espèces. **L'évolution des êtres vivants** sera étudiée plus loin. Les caractères individuels héréditaires assurent la stabilité des races avec une marge de variations, les **somations.** Là encore, la stabilité n'est pas stricte car par mutation et par croisement, hybridation, l'ensemble des facteurs héréditaires peut se trouver modifié.

Du point de vue pratique, les caractères spécifiques seront peu utilisés dans les expériences sur l'hérédité puisque les espèces interfécondes sont rares ; les caractères raciaux, par contre, donneront prise à l'analyse.

Cl. Palais de la Découverte.
FIG. 1. - *Gregor Mendel (1822-1884).*

LES LOIS STATISTIQUES DE LA TRANSMISSION DES CARACTÈRES HÉRÉDITAIRES

La notion d'hérédité s'impose au sens commun par l'observation, même superficielle. Entre les parents et les enfants, il y a des ressemblances évidentes, avec de bizarres irrégularités : l'enfant rappelle tantôt le père, tantôt la mère, tantôt l'un et l'autre, ou encore un aïeul, plus ou moins lointain. Les agriculteurs et les éleveurs s'intéressent à ce problème quand ils conservent les graines d'un plant remarquable ou choisissent les meilleurs reproducteurs ; il a toujours excité la curiosité des médecins, des biologistes, des philosophes. Réaumur, vers 1750, étudia l'hybridation de races de volailles. Il faisait habiter des Poules communes, à quatre doigts, avec un Coq à cinq doigts, et des Poules à cinq doigts avec un Coq commun, à quatre doigts. Il en suivit la descendance pendant plusieurs années. D'autres expérimentateurs ont ensuite enregistré des faits remarquables, sur des croisements d'Abeilles, de Souris, ou de végétaux. Des médecins ont noté leurs observations sur la transmission de tares et de maladies. Tous ont toujours été déroutés par la complexité et l'apparente irrégularité du phénomène.

Le véritable fondateur de la génétique est le moine autrichien Johann Gregor Mendel (fig. 1), né en 1822, la même année que Pasteur. Son travail, résumé en une cinquantaine de pages publiées en 1865, « contient déjà, explicitement ou implicitement, tout ce qui présentement constitue l'essentiel de l'hérédité » (Jean Rostand). Ce mémoire, tombé dans l'oubli, a été redécouvert en 1900, et indépendamment les uns des autres, par trois botanistes qui n'en eurent connaissance qu'après leurs propres travaux : un Hollandais, Hugo de Vries, un Allemand, Correns, et un Autrichien, Tschermak. Cette redécouverte suscita alors une foule de travaux qui vinrent préciser les lois de la transmission héréditaire.

Nous étudierons successivement la descendance de parents qui ne diffèrent que par un seul caractère (monohybridisme), puis par deux caractères (dihybridisme). Nous appellerons hybrides les individus issus du croisement. Mais il ne faut pas les confondre avec les hybrides interspécifiques (entre espèces) qui proviennent du croisement d'animaux ou de végétaux d'espèces différentes, et qui diffèrent toujours par un très grand nombre de caractères. Le Mulet, par exemple, qui provient de la fécondation d'une Jument par un Ane, est un hybride interspécifique ; ces hybrides sont presque toujours stériles et n'ont donc pas de descendance. Dans l'étude suivante le croisement se fera entre parents de même espèce, mais de races différentes.

A - DESCENDANCE DE PARENTS NE DIFFÉRANT QUE PAR UN SEUL CARACTÈRE (MONOHYBRIDISME)

L'expérimentation Reprenons une expérience de Mendel, qui nous permettra de remarquer au passage ce qui fait l'originalité de ce travail, la rigueur de la méthode et son efficacité. Choix des plants : le genre Pisum (Pois) présente * « des caractères différentiels constants, faciles à reconnaître avec certitude », par exemple la forme, ridée ou lisse, la coloration jaune ou verte de la graine mûre, la forme de la gousse, la longueur des pédoncules, etc. ; « les recherches se divisent donc en autant d'expériences différentes qu'il se rencontre de caractères différentiels constants chez les plantes d'essai ». C'est ici la première intuition de Mendel. Jusque-là on n'avait pas su, avec la même netteté, se dégager de l'ensemble des ressemblances entre les générations pour y voir clair dans le dédale des faits héréditaires ; il était nécessaire d'**isoler chaque caractère.**

Dans la fleur de Pois, « les organes de la fécondation sont étroitement entourés par la carène, et les anthères éclatent quand la fleur est encore en bouton, de telle sorte que le stigmate est couvert de pollen dès avant la floraison. Les espèces *(les races dirait-on aujourd'hui)* de Pois furent mises à l'épreuve pendant deux ans ; chacune donne des descendants tout à fait semblables et constants ». C'est une autre intuition géniale de Mendel, car si la **notion de race pure** nous est familière actuellement, c'est à la suite des travaux mêmes de la Génétique ; l'importance de ce fait nous apparaîtra bientôt.

Mendel, partant de deux races pures de Pois, l'une à graines lisses, l'autre à graines ridées, se propose d'étudier la transmission de ces caractères à leur descendance.

« La fécondation artificielle est certainement assez minutieuse, mais elle réussit cependant presque toujours. Pour la pratiquer, on ouvre le bouton encore incomplètement développé, on écarte la carène et on enlève chaque étamine avec précaution au moyen d'une petite pince ; après quoi l'on peut aussitôt recouvrir le stigmate de pollen étranger » (fig. 2). Les graines des plantes issues de cette hybridation sont semées à leur tour, et les descendants sont suivis pendant plusieurs générations. Il faut, à chaque génération, « avec ampleur et méthode... fixer le nombre des différentes formes, classer ces formes avec sûreté... et établir les rapports numériques existant entre ces formes ». Voilà encore une autre innovation : les résultats des expériences seront soumis à **l'analyse statistique,** portant essentiellement sur un grand nombre, et de ces résultats Mendel saura tirer des lois qui lui permettront de prévoir le résultat de croisements ultérieurs. Pour la première fois dans l'histoire des recherches sur l'hérédité apparaît la possibilité de prévoir.

Les résultats Prenons la première série d'expériences de Mendel portant sur le caractère de la forme des graines mûres (fig. 2) ; il s'agit du croisement :

Pois à graines lisses × Pois à graines ridées

On s'est assuré de la pureté des types parentaux. Les graines issues des plants résultant de ce croisement sont toutes soigneusement recueillies ; toutes sont des graines lisses.

* Les phrases entre guillemets sont extraites du texte de Mendel, publié par l'Association des Professeurs de Biologie et Géologie de l'Enseignement Public.

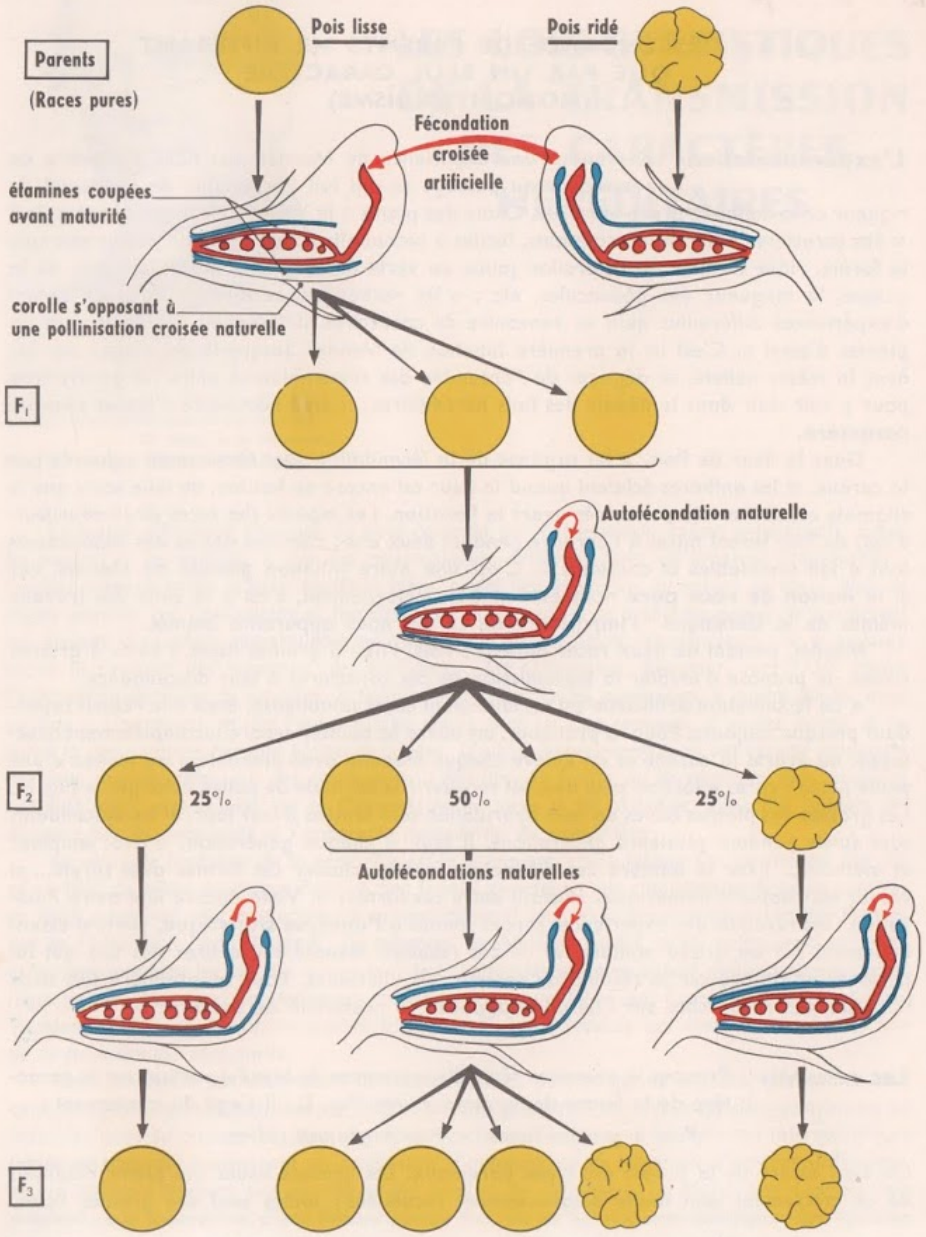


FIG. 2. - *Schéma d'une expérience de Mendel sur deux races de Pois (monohybridisme avec dominance).*

Seul ce caractère « graines lisses » se manifeste dans cette **première génération hybride,** dite F_1 ; ce caractère est appelé **dominant ;** le caractère « graines ridées » a disparu ; il est dit **récessif,** car il va se retrouver par la suite dans la descendance de cette génération F_1.

Les graines de cette génération hybride sont semées ; les plantes issues de ces graines constituent la génération F_2 ; leurs fleurs sont livrées à l'autofécondation ; les graines recueillies pour chaque plant sont classées et comptées. Le caractère récessif réapparaît dans toute son intégrité, à côté du caractère dominant : on dit qu'il y a ségrégation **des caractères.** Voici les résultats publiés par Mendel :

la 1re	plante	a donné	45	graines	rondes	et 12	ridées
— 2e	—	—	27	—	—	8	—
— 3e	—	—	24	—	—	7	—
— 4e	—	—	19	—	—	10	—
etc.							

au total 253 hybrides ont donné 7 324 graines parmi lesquelles 5 474 rondes et 1 850 ridées. Le rapport est 2,96/1.

On remarquera par l'examen des résultats partiels qu'il faut opérer sur un grand nombre : c'est une loi du calcul statistique ; il arrive en particulier que dans une gousse un certain nombre d'ovules ont pu avorter, ce qui fausse ce résultat partiel.

Ces résultats sont les mêmes, que le caractère dominant appartienne à la plante qui fournit le pollen, ou à celle dont les ovules ont été fécondés. On les retrouve encore en utilisant d'autres caractères : la couleur des cotylédons (on a en F_2 graines jaunes/graines vertes = 3,01/1), la forme des gousses, etc. Donc on trouve toujours sensiblement le rapport 3/1.

Mais lorsqu'on sème les graines issues de cette génération F_2, et qu'on livre les plantes qui en résultent à l'autofécondation, on obtient les résultats suivants :

1° Les plantes à graines ridées donnent toujours des plantes à graines ridées : une race qui porte le caractère récessif est toujours une race pure.

2° Les plantes à graines lisses sont de deux sortes :

— les unes sont de race pure ;

— les autres sont des hybrides, car elles redonnent toujours parmi leurs descendants la proportion 3/1, et cette dernière catégorie d'hybrides est toujours deux fois plus nombreuse que chacune des deux précédentes.

Le résultat final s'établit donc ainsi, en F_2 :

— 1/4 race pure à caractère dominant (l'un des types parentaux)

— 1/2 hybride

— 1/4 race pure à caractère récessif (l'autre type parental)

La figure 2 résume ces résultats.

Gamètes ♂ / ♀	L	r
L	LL ○	Lr ○
r	Lr ○	rr ✿

FIG. 3. - *Tableau montrant comment peuvent s'unir les caractères (Lisse et ridé) transmis par les gamètes de la génération F_1.*

L'interprétation La liaison entre les différentes générations est assurée uniquement par les gamètes ; les caractères héréditaires se transmettent par leur intermédiaire ; on doit donc admettre que les gamètes du Pois à graines lisses, par exemple, transmettent, donc contiennent tout ce qu'il faut pour conditionner le caractère lisse, pour en déterminer l'apparition dans la descendance. Il en est de même pour le caractère ridé. Mendel admet que chacun des caractères est lié à ce qu'il appelle un « facteur » héréditaire, ou encore un « élément », termes encore imprécis, qui cependant font supposer un support matériel. Le nom « gène », qui a donné le terme « génétique », ne sera énoncé que plus tard, en 1903, et la conception elle-même de la notion de gène variera au cours des progrès de la génétique.

Les deux aspects opposés, lisse et ridé, caractéristiques de la forme de la graine, constituent un **couple d'allèles.** Les hybrides F_1 réunissent les deux éléments du couple, d'où leur uniformité. Mais il y a ségrégation partielle en F_2, et les proportions trouvées ne s'expliquent que

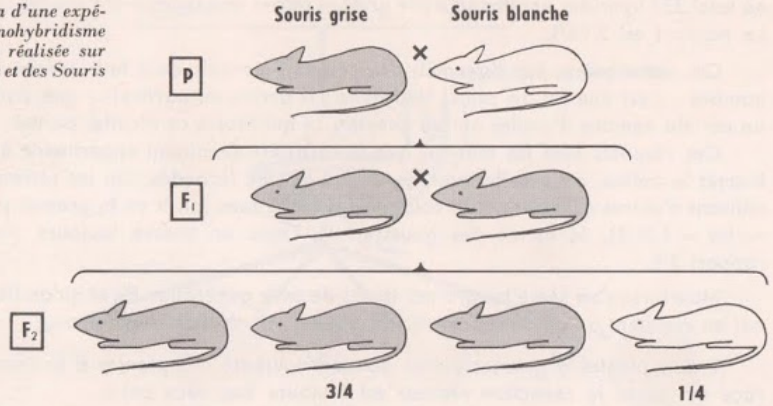


FIG. 4. - *Schéma d'une expérience de monohybridisme avec dominance réalisée sur des Souris grises et des Souris blanches.*

si l'on admet la disjonction des deux éléments du couple lors de la formation des gamètes de l'hybride, chaque gamète ne recevant que l'un des deux caractères du couple ; il y a alors un nombre égal de gamètes de chaque sorte. Il existe en conséquence quatre possibilités de rencontre lors de l'autofécondation des hybrides ; les rencontres se faisant au hasard, il y aura, sur un grand nombre, des quantités égales de chacune des quatre catégories (fig. 3), ce qui correspond bien aux résultats de l'expérience. Dans cette figure, on a représenté les caractères lisse et ridé par les symboles L et r, la majuscule indiquant le caractère dominant.

On conçoit que cette interprétation n'a pu être facilement admise et comprise que lorsque les progrès

Gamètes ♀ \ ♂	G	b
G	GG	Gb
b	Gb	bb

FIG. 5. - *Tableau montrant comment peuvent s'unir les caractères (Gris et blanc) transmis par les gamètes de la génération F_1.*

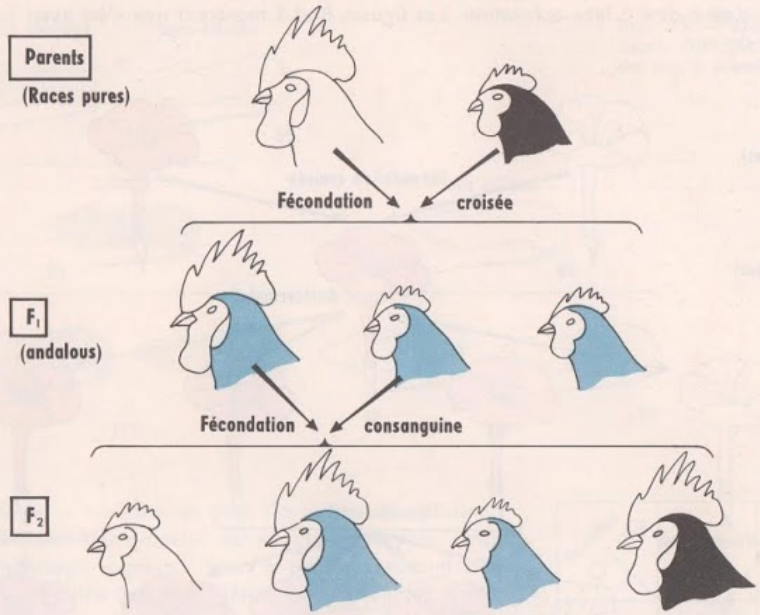


FIG. 6. - *Résultats d'une expérience de monohybridisme sans dominance réalisée avec des animaux (Coqs et Poules). Tous les hybrides F_1 sont identiques. Chez la moitié des individus de F_2, on retrouve les caractères des parents (blanc ou noir).*

de la cytologie eurent précisé la structure cellulaire, nucléaire en particulier, et montré la généralité des phénomènes de la méïose et de la fécondation.

Généralisation Lois de Mendel La redécouverte des travaux de Mendel a suscité d'innombrables recherches qui ont permis de généraliser et de préciser les résultats.

La loi de l'uniformité des hybrides de première génération est la première conclusion ; les caractères de l'hybride sont généralement ceux de l'un des parents (caractère dominant) : c'est le cas étudié ci-dessus ; c'est aussi le cas du croisement Souris grises × Souris blanches (fig. 4 et 5). Mais la règle de la dominance présente quelques exceptions, par exemple dans le croisement Poule noire × Coq blanc de la race andalouse (fig. 6 et 7) ; dans ce cas les deux caractères sont équivalents, et les hybrides sont intermédiaires entre les deux parents ; ils se reconnaissent ainsi à leur aspect

Gamètes ♀ \ ♂	N	B
N	NN ●	NB ◍
B	NB ◍	BB ○

FIG. 7. - *Tableau montrant comment peuvent s'unir les caractères Noir et Blanc transmis par les gamètes de la génération F_1.*

extérieur, c'est-à-dire à leur coloration. Les figures 8 et 9 montrent que c'est aussi le cas des Belles-de-nuit.

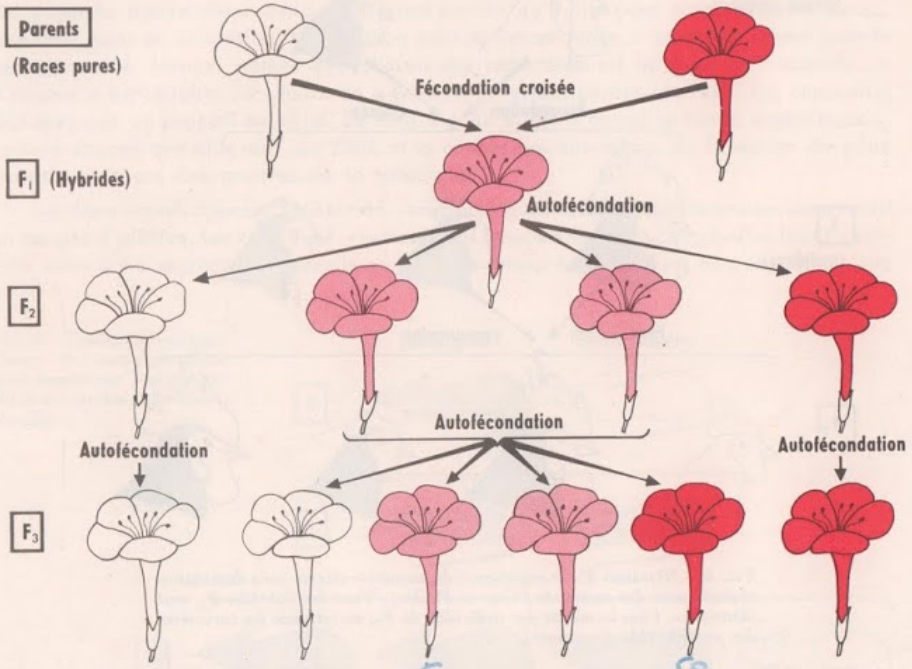


FIG. 8. - *Résultats d'une expérience de monohybridisme sans dominance réalisée avec des Belles-de-nuit. On voit qu'à la seconde génération (F_2) les individus qui présentent les caractères des parents (blanc ou rouge) sont de race pure.*

La deuxième loi de Mendel est celle de la **disjonction des caractères** à la formation des gamètes, chacun de ces derniers ne recevant que l'un des deux éléments du couple ; cette loi peut donc encore s'appeler **loi de pureté des gamètes.** C'est elle qui explique la proportion des descendants de chaque type. Les individus de race pure ne produisent donc qu'une seule sorte de gamètes ; ils proviennent eux-mêmes de l'union de deux gamètes identiques ; on les dit **« homozygotes ».** Les individus hybrides produisent, pour un couple de caractères donné, deux sortes de gamètes, et proviennent eux-mêmes de l'union de deux gamètes différents ; ils sont dits **« hétérozygotes ».**

L'aspect final des individus, résultant de cette transmission, est appelé **phénotype ;** la répartition

Gamètes ♀ \ ♂	B	R
B	BB ○	BR ●
R	BR ●	RR ●

FIG. 9. - *Tableau montrant comment peuvent s'unir les caractères (blanc et rouge) transmis par les gamètes de la génération F_1.*

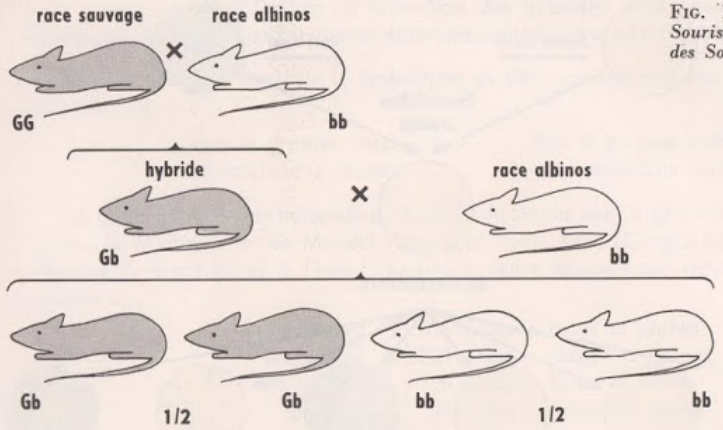


FIG. 10. - *Croisement de Souris hybrides (F_1) avec des Souris blanches.*

des facteurs héréditaires dans l'œuf fécondé, résultant de la fusion des gamètes, est appelé **génotype.** Ainsi le phénotype « graines lisses » peut correspondre à l'un ou l'autre des deux génotypes : celui qui réunit les deux facteurs identiques (race pure) ou celui qui rassemble deux facteurs différents du même couple (hybride).

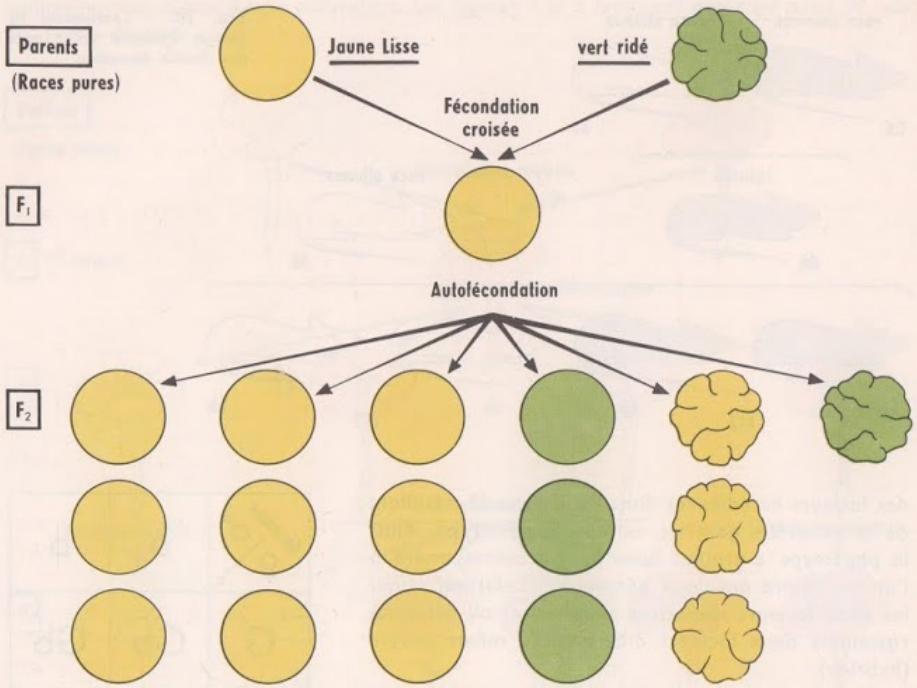
Le génotype d'un hybride peut être vérifié par le croisement en retour, dit encore *back cross* : il consiste à croiser un hybride avec un des parents de race pure. Par exemple dans le cas des Souris (fig. 10 et 11) on croisera une Souris grise avec une Souris blanche, dont on est sûr qu'elle est de race pure (caractère récessif) : si la Souris grise est hybride, on devra trouver en F_1 la proportion 1/2 Souris grises, 1/2 Souris blanches ; si la Souris grise était de race pure on n'aurait eu en F_1 que des Souris grises. Bien entendu, cette vérification devra se faire sur plusieurs portées. En effet, au cours d'un accouplement donné, il se peut, même si cela n'est guère probable, que seuls les spermatozoïdes portant le caractère G fécondent les ovules *b*. Dans ce cas, toutes les Souris de la portée seraient grises.

Gamètes ♀ \ ♂	b	b
G	Gb	Gb
b	bb	bb

FIG. 11. - *Tableau d'interprétation du croisement Souris hybrides × Souris blanches.*

B - DESCENDANCE DE PARENTS DIFFÉRANT PAR DEUX CARACTÈRES (DIHYBRIDISME)

Dans les études précédentes on s'est attaché à faire autant de séries d'expériences qu'il y a de caractères différents, ne considérant chaque fois qu'un seul couple de caractères.



Gamètes ♂ / ♀	JL	Jr	vL	vr
JL	JJLL	JJLr	JvLL	JvLr
Jr	JJLr	JJrr	JvLr	Jvrr
vL	JvLL	JvLr	vvLL	vvLr
vr	JvLr	Jvrr	vvLr	vvrr

FIG. 12. - *Schéma traduisant les résultats d'une expérience de dihybridisme réalisée avec des Pois.*

FIG. 13. - *Tableau montrant comment peuvent s'unir les caractères (Jaune, Lisse, vert, ridé) transmis par les gamètes des hybrides de la génération F_1. En couleur brune, combinaisons correspondant à des homozygotes.*

Mais il reste à voir si les lois de formation des hybrides déjà trouvées sont également valables lorsque plusieurs caractères différents sont réunis dans l'hybride par la fécondation.

Considérons par exemple le croisement de Pois appartenant aux deux lignées pures suivantes (fig. 12) :

Pois à graines lisses et cotylédons jaunes × Pois à graines ridées et cotylédons verts

La génération F_1 est homogène : tous les hybrides sont à graines lisses et cotylédons jaunes ; la première loi de Mendel s'applique donc, avec la règle de la dominance. Les individus F_1 étant livrés à l'autofécondation, leurs descendants montrent la proportion suivante :

15 plantes en F_2 ont donné 556 graines dont	315 graines lisses et jaunes 101 graines ridées et jaunes 108 graines lisses et vertes 32 graines ridées et vertes

On remarque qu'il y a encore ségrégation des caractères, mais il apparaît des combinaisons nouvelles : lisse/vert et ridé/jaune.

Ne considérons dans ces résultats que le couple correspondant au caractère de couleur jaune/vert : nous retrouvons la proportion 3/1 ; il en est de même pour le couple lisse/ridé ; mais les deux couples se sont disjoints indépendamment l'un de l'autre.

Pour expliquer ce fait, il faut admettre que les facteurs déterminant chaque caractère se disjoignent eux-mêmes indépendamment au moment de la formation des gamètes, chaque gamète n'emportant qu'un des éléments de chaque couple ; il y a donc quatre sortes de gamètes, qui contiennent les combinaisons suivantes : LJ, L*v*, *r*J, *rv* (en représentant par une majuscule le caractère dominant). Les possibilités de rencontre sont alors données par le tableau de la figure 13 ; en appliquant les règles de la dominance, nous retrouvons les proportions données par les résultats de l'expérience, qui sont sensiblement 9/3/3/1 (voir les résultats ci-dessus). **La loi de la disjonction indépendante** des couples de caractères est la troisième loi de Mendel.

On remarquera encore que certains des génotypes regroupent à l'état homozygote les facteurs d'un même couple : ce sont ceux qui sont sur la diagonale du tableau de la figure 13. Les individus présentant ces génotypes sont de race pure. Or, parmi les quatre combinaisons homozygotes, deux sont nouvelles ; l'expérience prouve en effet qu'il s'agit de caractères indéfiniment stables. La création de races nouvelles est donc possible, en cherchant à associer des qualités qui se trouvaient isolées dans des lignées différentes.

CONCLUSION

Les lois que Mendel a su tirer de l'analyse des résultats de ses expériences de croisement s'appliquent très généralement aux diverses espèces animales et végétales, et non seulement aux caractères superficiels d'ornementation (les premiers étudiés puisque les plus faciles à repérer), mais aussi aux caractères physiologiques (groupes sanguins par exemple) et aux troubles du métabolisme. Les lois de Mendel permettent de prévoir

les résultats des croisements : le phénomène de l'hérédité est maîtrisé ; les agriculteurs et les horticulteurs, les éleveurs et les médecins peuvent en rechercher toutes les applications pratiques.

Mais les biologistes doivent poursuivre leurs recherches pour connaître le mécanisme de cette transmission des caractères héréditaires. Les « facteurs » mendéliens qui se transmettent à travers les générations, par l'intermédiaire des gamètes, doivent traverser les divisions cellulaires successives, mitoses et méïoses. Les croisements mendéliens supposent des particules matérielles : il faut chercher à les localiser. C'est un nouveau chapitre de la génétique qui va s'ouvrir.

Cl. R.-H. Noailles

Cl. R.-H. Noailles

FIG. 1. - *Drosophile mâle (à gauche) et Drosophile femelle (à droite).*
X 10 environ

INTERPRÉTATION DES LOIS STATISTIQUES : LA GÉNÉTIQUE CLASSIQUE

Lorsque les lois de Mendel sont redécouvertes, vers 1900, les progrès de la cytologie ont permis de constater la remarquable constance de l'équipement chromosomique de la cellule au cours des mitoses successives, de la méïose et de la fécondation. A partir de 1910, une remarquable équipe, autour de T. H. Morgan (fig. 2), poursuit de minutieuses recherches sur un matériel particulièrement favorable, la Drosophile, ou Mouche du vinaigre (fig. 1). Cette petite Mouche, abondante dans les caves ou autour des fruits mûrs, est d'un élevage extrêmement facile au laboratoire (fig. 3). La brièveté de son cycle vital, qui permet une trentaine de générations par an, sa très grande prolificité, chaque femelle pondant 200 à 300 œufs, permettent de suivre facilement la transmission des caractères au cours de nombreuses générations, et d'utiliser les méthodes statistiques en peu de temps. Son équipement chromosomique, réduit à quatre paires de chromosomes (fig. 6) facilement identifiables, est relativement simple ; de plus, les glandes salivaires de la larve, comme chez tous les Diptères, contiennent des cellules de grande taille, à chromosomes géants (fig. 14 et 15) qui permettent de déceler les anomalies car ils reproduisent, agrandies, celles des chromosomes normaux. La forme simple du corps se prête à l'analyse au microscope et permet de déceler toute modification même ne portant que sur quelques soies. Le mâle et la femelle (fig. 1) se distinguent facilement. Enfin l'existence de très nombreuses races permet de faire des croisements expérimentaux.

L'hypothèse qui fait des chromosomes le support des facteurs héréditaires va se vérifier par les travaux de Morgan et de ses collaborateurs, et atteindre une étonnante précision.

FIG. 2. - *Thomas Morgan (1866-1945).*
Cl. Keystone

Le point de départ Les croisements mendéliens ont montré que, très généralement, les deux sexes ont une égale importance dans la transmission héréditaire ; le gamète mâle étant constitué presque exclusivement par le noyau, il était normal de rechercher dans le noyau la localisation des facteurs héréditaires.

Cl. R.-H. Noailles

FIG. 3. - *Flacon d'élevage pour Drosophiles.*

Dès que les cytologistes ont mis en évidence la constance de l'équipement chromosomique pour une espèce donnée, les modalités du passage des chromosomes d'une cellule à une autre au cours de la mitose et, par les gamètes (méïose, fécondation), d'une génération à l'autre on a évidemment été frappé par la similitude entre :

— la disjonction des chromosomes au moment de la méïose, et la disjonction des caractères mendéliens ;

— l'indépendance des paires de chromosomes à la métaphase et à l'anaphase de la méïose, et la disjonction indépendante des caractères.

Tout peut s'expliquer facilement si l'on suppose que les facteurs héréditaires sont portés par les chromosomes. Les figures 4 et 5 montrent l'interprétation chromosomique sur deux exemples de croisement chez la Drosophile.

1° Cas de deux parents différant par un seul caractère (fig. 4). On croise des Drosophiles sauvages, à ailes normales, avec des Drosophiles à ailes « vestigiales », c'est-à-dire atrophiées. Ce dernier type est le résultat d'un changement brusque, héréditaire, apparu dans un élevage. **Une telle modification héréditaire est appelée mutation.** Les individus présentant ce caractère ont été isolés et croisés entre eux. Ce type nouveau, appelé **mutant,** a donc été fixé ; ce sont donc bien deux races pures que l'on croise entre elles.

A la première génération (F_1), toutes les Drosophiles possèdent des ailes normales (fig. 4). A la génération suivante (F_2), on obtient 3/4 de Drosophiles à ailes longues et 1/4 à ailes « vestigiales ». Tout cela est conforme aux lois du monohybridisme étudiées dans le chapitre précédent, le caractère ailes longues dominant le caractère ailes « vestigiales ».

On suppose que les caractères sont représentés sur les chromosomes par des particules matérielles appelées gènes (d'où le nom de **génétique** donné à la science de l'hérédité), **les gènes correspondant aux deux aspects d'un même caractère** (ici longueur des ailes) **étant situés en deux points homologues des deux chromosomes d'une même paire.** On dit que ces gènes forment un **couple d'allèles.** C'est ce que montre la figure 4 où le caractère ailes normales est représenté en noir (+) et le caractère ailes « vestigiales » en rouge (vg).

On voit comment la séparation des chromosomes au cours de la méïose entraîne la ségrégation des caractères ; chaque gamète n'a qu'un chromosome d'une paire ; ainsi s'explique la loi de pureté des gamètes, loi qui conditionne, comme on l'a vu, la répartition des formes dans les générations successives.

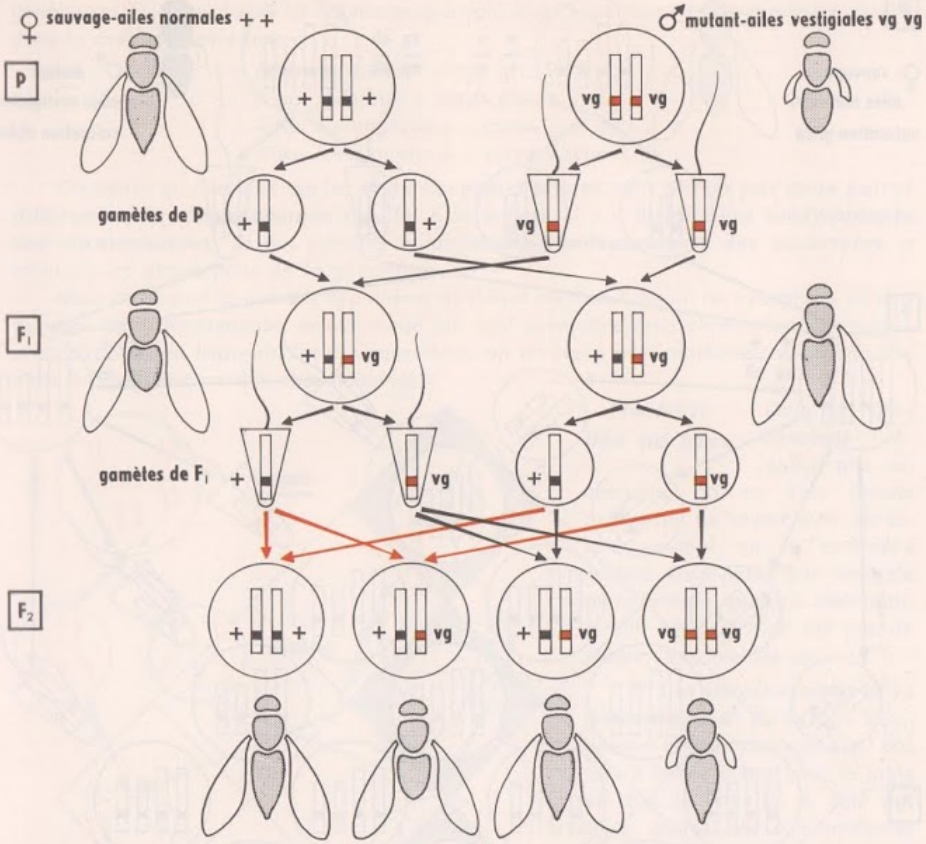


FIG. 4. - *Interprétation chromosomique d'une expérience d'hybridation à partir de Drosophiles différant par un seul caractère. Les gènes déterminant la longueur de l'aile sont sur des régions homologues d'une même paire de chromosomes (couple d'allèles).*

Nota. — Dans la nomenclature actuellement adoptée en génétique, on désigne le caractère normal par le signe +, et son allèle par des initiales qui correspondent le plus souvent au nom anglais qui caractérise la mutation ; c'est cette disposition qui est adoptée dans les figures 4 et 5.

2° Cas de deux parents différant par deux caractères. On croise deux races pures de Drosophiles différant par deux caractères. L'une possède des ailes normales et un corps gris, l'autre des ailes « vestigiales » et un corps ébène :

Ailes normales-corps gris × Ailes « vestigiales » corps ébène
(Type sauvage ++) (Type mutant vg eb)

La première génération (F_1) donne uniquement des Drosophiles à ailes normales et à corps gris (fig. 5). Ces deux caractères du type sauvage sont donc dominants. La seconde

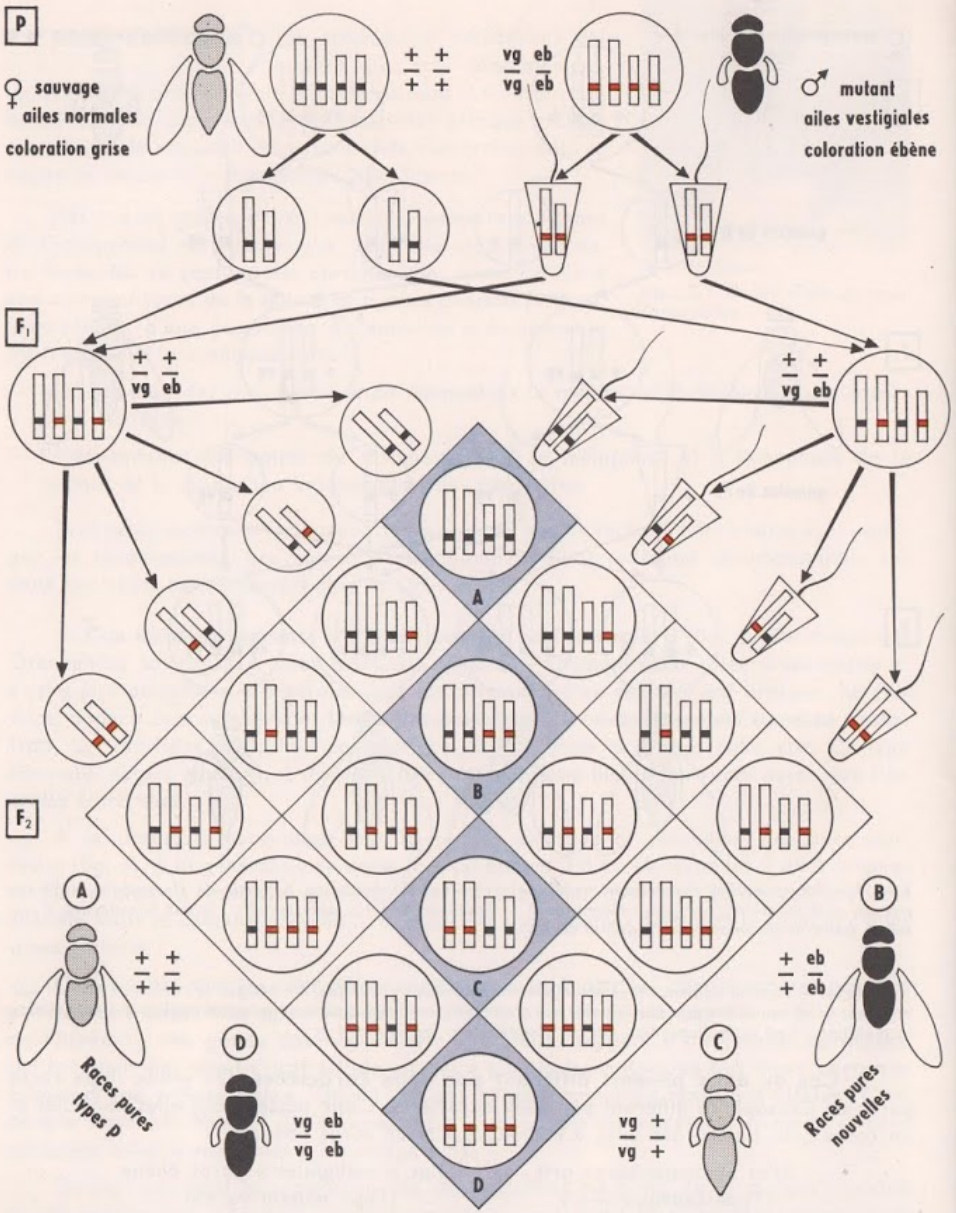


FIG. 5. - *Interprétation chromosomique d'une expérience d'hybridation à partir de Drosophiles différant par deux caractères. Les gènes déterminant la longueur de l'aile et la couleur du corps sont portés par des paires différentes de chromosomes.*

génération (F_2) nous donne les mêmes proportions que l'expérience de dihybridisme décrite dans le chapitre précédent :

Ailes normales - corps gris 9/16 ;
Ailes normales - corps ébène 3/16 ;
Ailes « vestigiales » - corps gris 3/16 ;
Ailes « vestigiales » - corps ébène 1/16.

On admet que dans ce cas **les deux couples d'allèles sont portés par deux paires différentes de chromosomes** (fig. 5). A la méïose, il y a **disjonction indépendante des chromosomes,** ce qui entraîne la **disjonction indépendante des caractères** et explique les proportions de la génération F_2.

Mais ce ne sont là que des hypothèses qu'il faut vérifier. Ce sont les exceptions mêmes aux lois de la transmission mendélienne qui vont permettre cette vérification : à chaque anomalie dans la transmission des caractères, on trouvera une anomalie correspondante dans la transmission des chromosomes.

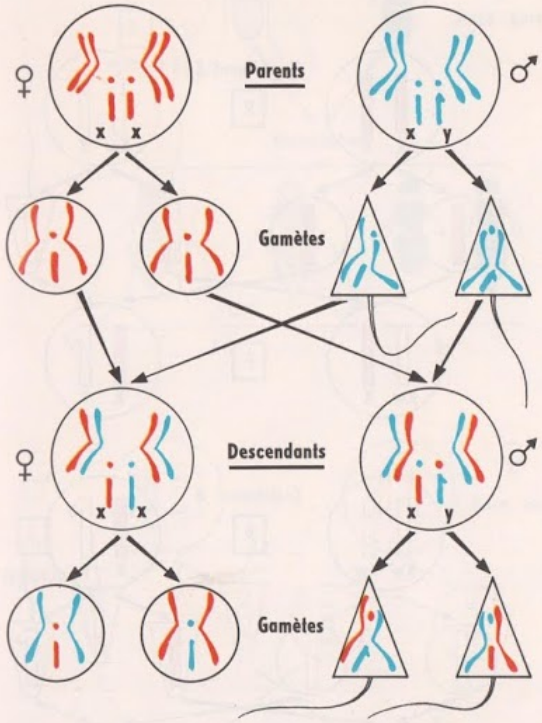


FIG. 6. - *Disjonction indépendante des chromosomes parentaux dans les gamètes des descendants d'un couple de Drosophiles (il est facile de vérifier que la disjonction des chromosomes peut se faire de seize façons différentes). Détermination chromosomique du sexe.*

Hérédité liée au sexe

Dans les croisements jusqu'ici pris en exemple, on ne s'est jamais préoccupé de savoir si le caractère normal ou le caractère mutant était porté par le mâle ou la femelle, car cela était indifférent. Mais il n'en est pas de même dans tous les cas.

1° Les chromosomes et la détermination du sexe. L'équipement chromosomique n'est pas tout à fait le même chez le mâle et chez la femelle. A côté des trois paires de chromosomes identiques dans les deux formules, dits autosomes, la quatrième paire, ou hétérosome, est XY chez le mâle et XX chez la femelle. On voit que la formation des gamètes aboutit chez la femelle à des ovules tous porteurs d'un chromosome X ; mais chez le mâle, il y a deux sortes de spermatozoïdes, les uns porteurs de X, les autres de Y. Ainsi à la fécondation c'est le spermatozoïde qui détermine le sexe de l'œuf (fig. 6). Une telle disposition est analogue chez les autres

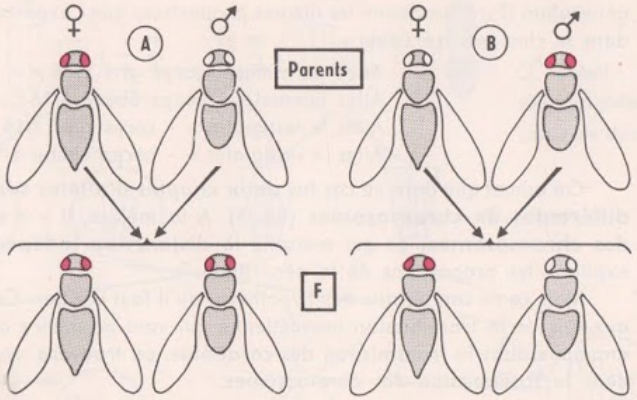


FIG. 7. - *Résultat de deux expériences de croisement entre Drosophiles normales aux yeux rouges et Drosophiles aux yeux blancs (white).*

Diptères, la Grenouille, les Mammifères ; par contre, chez les Papillons, le Triton, les Oiseaux, c'est l'ovule qui détermine le sexe.

2° Hérédité liée aux chromosomes sexuels. On croise des Drosophiles mâles aux yeux blancs avec des femelles aux yeux normaux : tous les descendants de première génération, mâles ou femelles, ont les yeux normaux ; le caractère yeux blancs est récessif (fig. 7). Mais si on croise des Drosophiles mâles aux yeux normaux avec des femelles aux yeux blancs, toutes les femelles de F_1 ont les yeux normaux, et tous les mâles les yeux blancs. Cette transmission particulière s'explique si on admet que c'est le chromosome sexuel X qui conditionne le caractère yeux blancs ; il n'y a pas d'équivalent sur le chromosome sexuel Y. La figure 8 montre que le caractère yeux blancs apparaît en l'absence du gène normal.

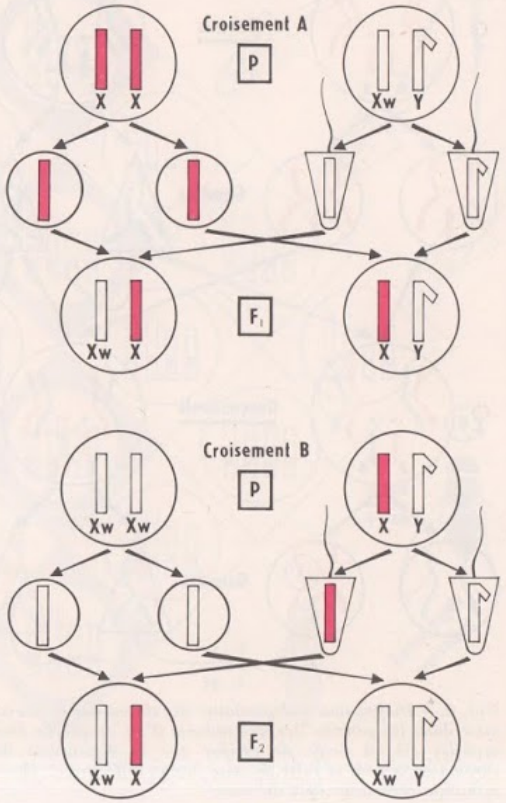


FIG. 8. - *Interprétation chromosomique des expériences de croisement entre Drosophiles normales aux yeux rouges et Drosophiles aux yeux blancs (w) : hérédité liée au sexe.*

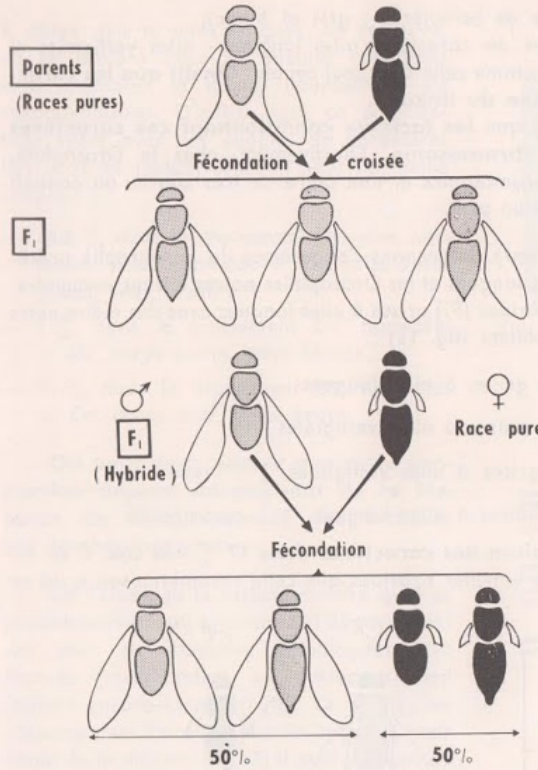


FIG. 9. - *Résultat d'une expérience d'hybridation à partir de Drosophiles grises à ailes longues et de Drosophiles noires à ailes « vestigiales » (voir le texte).*

Relations statistiques non conformes à la ségrégation indépendante

L'étude d'une deuxième série d'exceptions va se montrer très féconde.

1° Linkage (caractères liés). Dans le croisement Drosophiles grises à ailes longues × Drosophiles noires à ailes vestigiales (1), la génération F_1 ne comporte que des Drosophiles à corps gris et ailes longues, caractères dominants (fig. 9). Le croisement entre un **mâle de F_1 (hybride)** et une **femelle à corps noir et ailes vestigiales (race pure)** donne deux phénotypes (fig. 9) : corps gris-ailes longues, corps noir-ailes vestigiales (50 % de Drosophiles de chaque type), alors que la troisième loi de Mendel (disjonction indépendante des caractères) laissait prévoir quatre phénotypes, 25 % pour chacun d'eux. On retrouve ici les mêmes proportions que lors du croisement entre une Souris grise hybride et une Souris blanche, donc de race pure. Il s'agissait, dans ce cas

(1) Ne pas confondre ce mutant **noir** avec le type ébène dont il a été question plus haut.

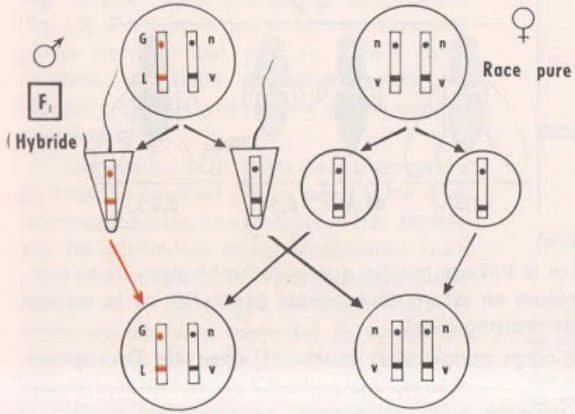


FIG. 10. - *Interprétation chromosomique de l'expérience de la figure 9 : linkage.*

de monohybridisme (un seul couple de caractères : gris et blanc).

La transmission des deux couples de caractères ailes longues - ailes vestigiales et corps gris-corps noir s'effectue donc comme celle d'un seul couple. **On dit que les caractères sont liés : c'est le phénomène du linkage.**

On doit donc supposer (fig. 10) que **les facteurs conditionnant ces caractères liés sont portés par le même chromosome.** Effectivement, chez la Drosophile, qui possède trois paires de longs chromosomes et une paire de très courts, on connaît trois grands groupes de caractères et un petit.

2° Crossing-over (enjambement). Reprenons l'expérience du paragraphe précédent sur les Drosophiles grises à ailes longues et les Drosophiles noires à ailes vestigiales. Si, cette fois, on croise les femelles hybrides (F_1) grises à ailes longues avec des mâles noirs à ailes vestigiales (race pure), on obtient (fig. 11) :

41,5 % de Drosophiles grises à ailes longues

41,5 % de Drosophiles noires à ailes vestigiales

8,5 % de Drosophiles grises à ailes vestigiales } types

8,5 % de Drosophiles noires à ailes longues } recombinés.

Il y a donc eu une recombinaison des caractères dans 17 % des cas. C'est au cours de l'élaboration des ovules des femelles hybrides que cette recombinaison a dû se produire (les mâles étant de race pure).

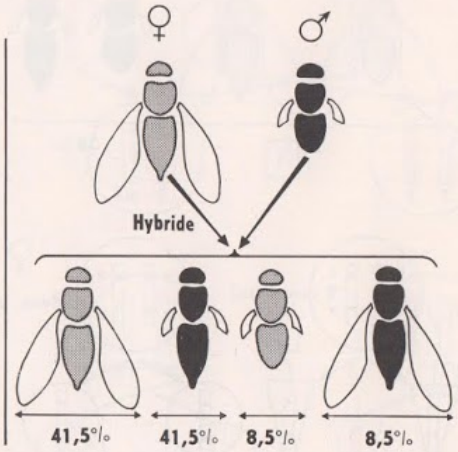


FIG. 11. - *Résultats d'une expérience de croisement entre des femelles hybrides GLnv et des mâles de race pure* nvnv.

L'expérience mettant en évidence le linkage montre que la recombinaison ne se produit pas chez le mâle hybride; la raison en est un déroulement particulier de la méïose chez le mâle de la Drosophile (pas de crossing-over).

Si on croise des Drosophiles à corps noir et ailes courtes (1) avec des Drosophiles

(1) Mutant différent du type à ailes vestigiales.

à corps gris et ailes longues, on retrouve, en se plaçant dans les mêmes conditions expérimentales, le même pourcentage de recombinaisons. D'autre part, ce pourcentage varie avec les couples de caractères liés, tout en restant constant pour un même couple :

— 28,6 % dans le croisement Dr. ailes normales, yeux normaux × Dr. ailes vestigiales, yeux bruns ;

— 1 % dans le croisement Dr. normales × Dr. corps jaune, yeux blancs ;

— 41 % dans le croisement Dr. normales × Dr. corps noir, yeux bruns.

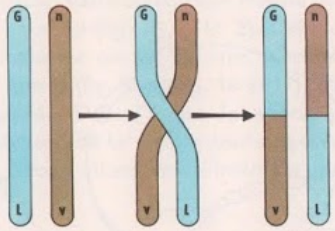


FIG. 12. - *Schéma très simplifié du crossing-over.*

On peut donc penser que cette proportion dépend uniquement de la distance de l'emplacement des facteurs sur le chromosome.

Or l'étude de la méïose montre qu'il se produit souvent, au moment de l'appariement des deux chromosomes homologues déjà fissurés (chromatides), un entrecroisement (appelé encore chiasma) [fig. 12 et 13] ; les chromosomes étant étroitement appariés (voir étude de la méïose, p. 232) il peut y avoir, au moment de leur disjonction, au niveau du chiasma un **échange de segments homologues** pour deux des quatre chromatides (fig. 13). On conçoit que si deux facteurs sont portés normalement par un même chromosome, une telle disposition puisse les séparer ; c'est ce phénomène qu'on appelle **crossing-over.**

Une preuve de la réalité de ce phénomène de crossing-over est offerte par l'étude d'un micro-organisme, une Moisissure très étudiée par les généticiens et les biochimistes (voir plus loin, p. 357), le **Neurospora.** Cette Moisissure se développe normalement sous forme de filaments contenant de nombreux noyaux ; ces filaments constituent ce qu'on appelle le mycélium du Champignon. On peut le cultiver facilement au laboratoire, dans

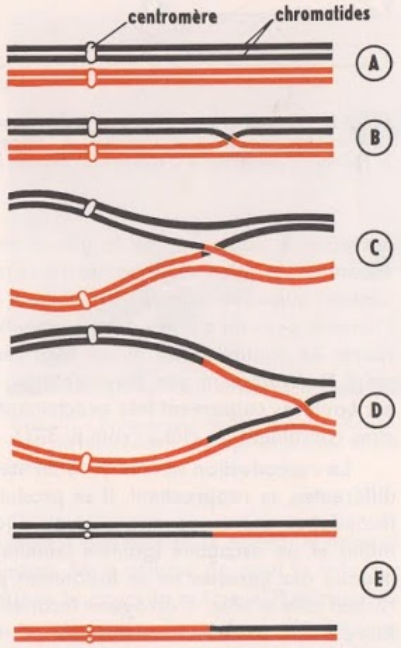


FIG. 13. - *Déroulement du crossing-over. A. Appariement des chromosomes homologues au cours de la première prophase de la méïose. B. Formation du chiasma. C, D. Séparation des chromosomes lors de la première anaphase de la méïose. E. Division des centromères; deuxième métaphase de la méïose.*

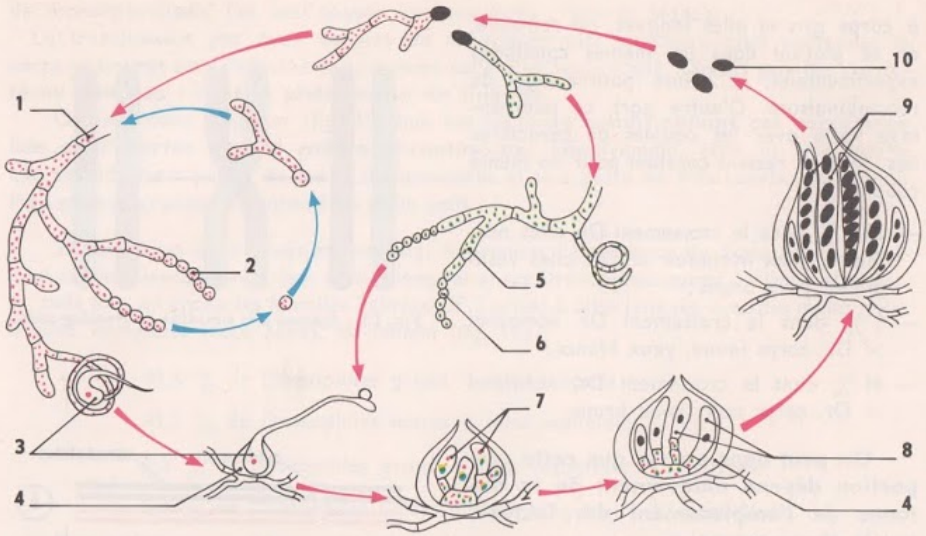


FIG. 14. - *Reproduction végétative (flèches bleues) et reproduction sexuée (flèches rouges) chez Neurospora. 1. Mycélium, souche A. 2. Conidies. 3. Ascogone. 4. Périthèce. 5. Mycélium, souche B. 6. Microconidies. 7. Filaments ascogènes à 2 noyaux. 8. Fusion des noyaux, formation des asques. 9. Asques. 10. Ascospores.*

des tubes à essais, sur de la gélose contenant des sels minéraux, du saccharose et des vitamines. Au microscope, on voit que les filaments sont cloisonnés (fig. 14) ; chaque article contient plusieurs noyaux ; ces noyaux sont haploïdes (*n* chromosomes). A l'extrémité des filaments peuvent s'isoler des fragments plurinucléés, appelés conidies, qui constituent des spores de multiplication et qui sont des boutures naturelles. On peut multiplier indéfiniment le *Neurospora* par fragmentation du mycélium, c'est-à-dire par bouturage ; toutes ces boutures conservent très exactement les caractères de la souche dont elles proviennent : elles constituent un clone (voir p. 303).

La reproduction sexuée est bien connue (fig. 14) : deux filaments, provenant de souches différentes, se rapprochent. Il se produit une fécondation entre une microconidie (gamète mâle) et un ascogone (gamète femelle). Les noyaux des gamètes ne se fusionnent pas et restent côte à côte. L'ascogone fécondé s'entoure d'une fructification, appelée périthèce, formée de filaments mycéliens. A l'intérieur

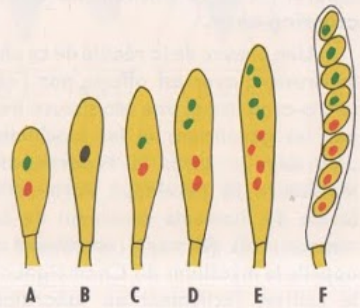


FIG. 15. - *Formation des asques et des ascospores chez* Neurospora. *A. Cellules à deux noyaux haploïdes. B. Fusion des noyaux. C. Première division méiotique. D. Deuxième division méiotique. E. Mitose. F. Asque à huit ascospores.*

du périthèce se développent des filaments, les filaments ascogènes (c'est-à-dire qui engendrent des asques, voir ci-dessous). Les deux noyaux haploïdes se fusionnent alors, donnant un noyau diploïde (fig. 15 A et B) qui s'isole dans une cellule. Celle-ci subit une méïose donnant quatre noyaux, qui se divisent à leur tour chacun en deux (fig. 15 C, D, E). Cette cellule est appelée **asque,** et les huit noyaux, avec le cytoplasme qui les entoure, forment **huit ascospores** alignées et serrées les unes contre les autres (fig. 15 F, fig. 16 et 17). Chaque ascospore en germant reproduit un mycélium haploïde. Dans l'asque, les spores provenant de chacun des noyaux issus de la première division de la méïose sont disposées par quatre, à la suite les unes des autres (fig. 15 F). Nous allons voir l'intérêt d'une telle disposition.

Il existe deux races de *Neurospora*, dont l'une donne des ascospores noires et l'autre des ascospores jaunes (fig. 16 et 17). On peut provoquer le croisement :

souche à spores noires × souche à spores jaunes.

Clichés Saucet

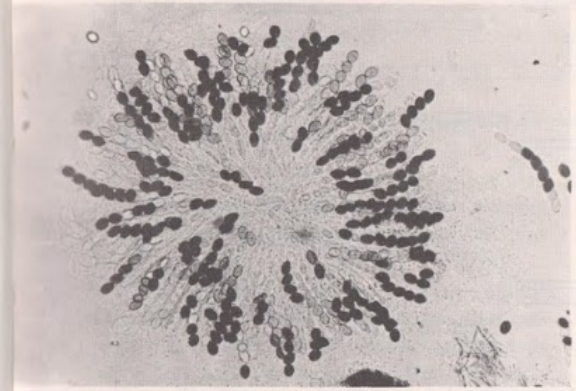


FIG. 16. - *Périthèce de* Neurospora *dissocié dans une goutte d'eau.*

FIG. 17. - *Trois asques de* Neurospora. *Remarquez la disposition des spores jaunes et des spores noires.*

La formation des ascospores étant telle qu'elle vient d'être décrite, le mycélium hybride donnera quatre spores noires et quatre spores jaunes. Mais comme on peut le voir sur les figures 16 et 17, la répartition des spores n'est pas toujours la même à l'intérieur de l'asque. Observez la figure 17, représentant trois asques isolés. Dans deux d'entre eux, les quatre spores noires sont à la suite les unes des autres, donc les spores jaunes également. C'est la disposition représentée sur le dessin F de la figure 15. Dans le troisième asque on trouve une succession différente : deux spores noires, deux jaunes, deux noires, deux jaunes.

Comment expliquer ces deux dispositions ? On fait intervenir le crossing-over (fig. 18). Dans le premier cas (quatre noires + quatre jaunes), à la prophase de la première divi-

sion de la méïose, le crossing-over se produit entre deux chromatides, au-delà du gène par rapport au centromère. La recombinaison n'affecte donc pas la répartition des gènes portant la couleur des spores. La ségrégation des caractères se produisant dès la première division de la méïose, on dit qu'il y a pré-réduction.

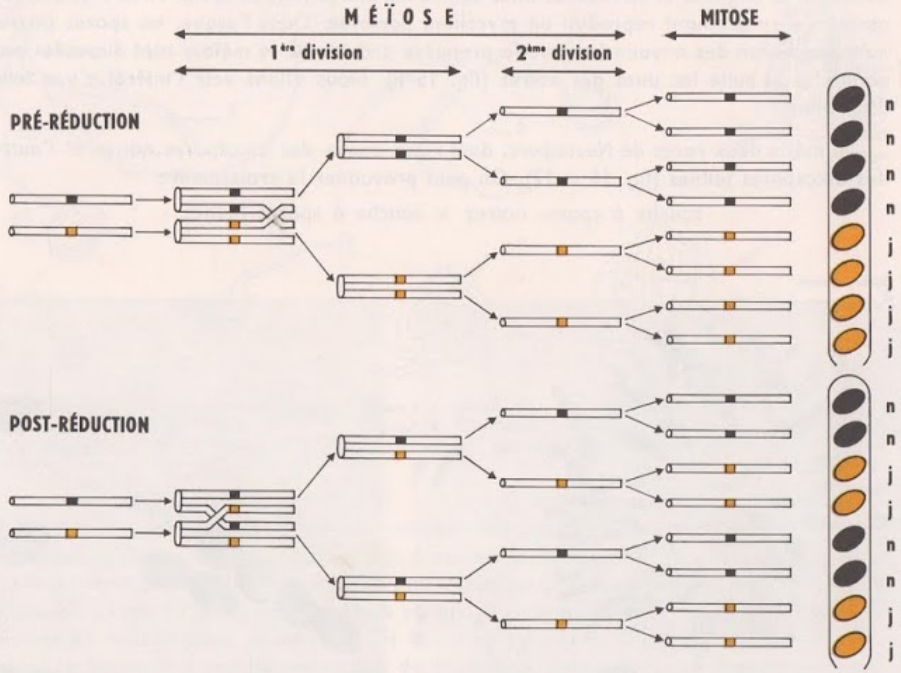


FIG. 18. - *Interprétation, par le crossing-over, de la disposition des spores dans les asques d'un* Neurospora *hybride à spores jaunes et noires.*

Mais le crossing-over peut se produire entre le centromère et les gènes ; la ségrégation des caractères n'aura lieu qu'au cours de la deuxième division de la méïose, et l'on aboutit à la succession deux noires-deux jaunes - deux noires-deux jaunes (fig. 18). On dit qu'il y a post-réduction.

Ces expériences constituent donc une démonstration remarquable de la réalité du crossing-over.

3° **Les cartes factorielles.** Nous avons vu que le taux de séparation de caractères liés est constant pour une même paire, mais varie d'une paire à l'autre : il doit être d'autant plus grand que les gènes sont plus éloignés sur le chromosome, car il y a alors plus de chances de voir intervenir un chiasma entre les deux.

Reprenons les statistiques données plus haut, en considérant les gènes corps noir (black), yeux bruns (brown), ailes courtes (vestigial) :

17 % de séparation entre corps noir et ailes vestigiales ;
41 % — — — corps noir et yeux bruns ;
28,6 % — — — yeux bruns et ailes vestigiales.

On peut déjà conclure que noir et brun occupent les deux extrémités et que le gène vestigial est entre les deux, plus près de noir que de brun. Théoriquement il devrait y avoir 45,6 % de recombinaisons noir-brun, mais ces gènes sont éloignés et il peut se produire

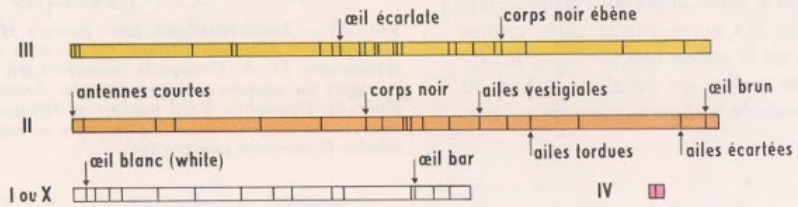


FIG. 19. - *Carte factorielle des chromosomes de la Drosophile.*

deux crossing-over simultanés : la rigueur est plus grande quand les gènes sont plus rapprochés.

On comprend comment peuvent s'établir des cartes factorielles par approximations successives. De telles cartes ont été établies avec précision pour la Drosophile (fig. 19), mais aussi pour de nombreux organismes : Souris, Maïs, Champignons microscopiques, etc.

L'étude des chromosomes géants des glandes salivaires confirme ces résultats ; observés au microscope (fig. 20) ces chromosomes montrent après coloration des bandes striées perpendiculaires à l'axe, qu'on a pu repérer de manière très détaillée.

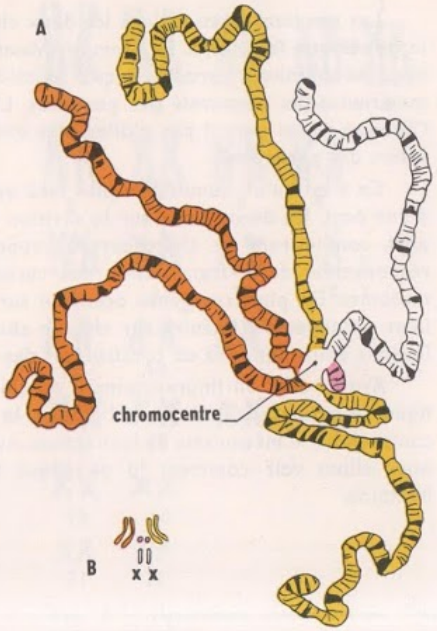


FIG. 20. - *Les chromosomes de la Drosophile.* A. *Chromosomes géants des glandes salivaires.* B. *A la même échelle, chromosomes d'une ovogonie. En* A, *la longueur totale des chromosomes est de* 1 180 μ, *en* B *elle est seulement de* 7,5 μ *(les chromosomes homologues ont la même couleur).*

Par irradiation des Drosophiles aux rayons X, on peut provoquer des pertes de petites régions chromosomiques, repérables ensuite sur les chromosomes géants. Si une déficience provoque des anomalies, par exemple dans la transmission du caractère œil pourpre (fig. 21), on peut penser que la région déficiente, repérée sur le chromosome géant, correspond à la localisation du gène « œil pourpre ». On conçoit qu'on puisse ainsi établir une carte cytologique du chromosome. L'ordre des gènes sur la carte cytologique est le même que sur la carte factorielle : c'est un excellent argument en faveur de la théorie chromosomique.

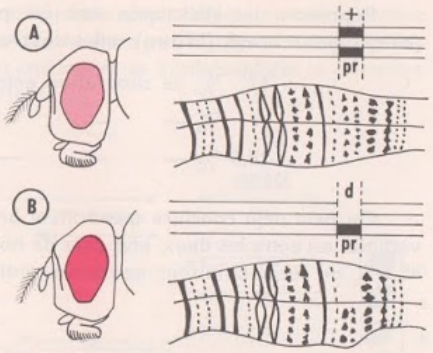


FIG. 21. - *Localisation du gène pourpre chez la Drosophile : déficience portant sur la zone 40 du chromosome II. A. Drosophile normale à œil rouge et aspect du segment correspondant du chromosome géant. B. Drosophile à œil pourpre et déficience* (d) *observée sur le chromosome. Le caractère normal* (+) *domine le caractère pourpre* (pr).

CONCLUSION

Les résultats exposés dans les deux chapitres précédents constituent ce qu'on appelle la **génétique formelle.** Le premier, **Mendel** établit les lois de la transmission des caractères héréditaires, caractères qu'il considérait comme étant portés par des particules matérielles (loi de pureté des gamètes). L'insuffisance des connaissances cytologiques de l'époque ne lui permit pas d'aller plus avant et il n'émit aucune hypothèse sur la localisation des particules.

Ce n'est qu'un demi-siècle plus tard que les travaux de **Morgan** sur les Drosophiles, d'une part, les découvertes sur la division cellulaire et la formation des gamètes, d'autre part, conduisirent les chercheurs à supposer que les particules matérielles, ou gènes, responsables de la transmission des caractères héréditaires, sont portées par les chromosomes. De plus, ces gènes occupent sur les chromosomes un emplacement déterminé. Leur arrangement linéaire sur chaque chromosome peut être reconstitué en étudiant les liaisons entre gènes et en construisant des cartes factorielles.

Ayant réuni un impressionnant ensemble de faits remarquablement précis, la génétique se propose aujourd'hui d'étudier la nature chimique des gènes pour essayer de comprendre le mécanisme de leur action. Avant d'aborder ce nouvel aspect de la génétique, nous allons voir comment la génétique formelle trouve son application en génétique humaine.

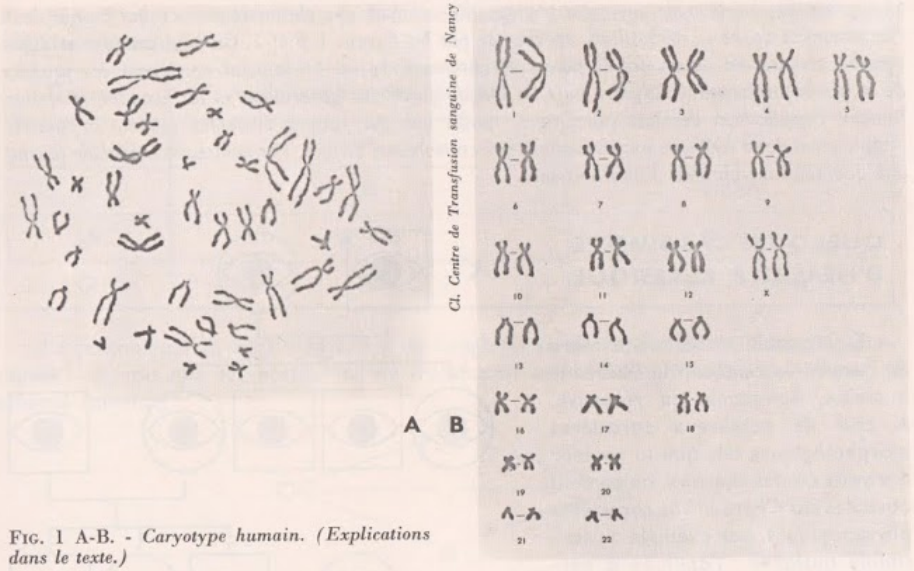


FIG. 1 A-B. - *Caryotype humain. (Explications dans le texte.)*

L'HÉRÉDITÉ CHEZ L'HOMME

Les lois de l'hérédité qui découlent des travaux de Mendel et de Morgan s'appliquent naturellement à l'espèce humaine, et la génétique humaine a pris au cours de ces dernières années un développement extrêmement rapide.

Deux sortes de difficultés rendent difficile le travail du généticien. D'une part l'équipement chromosomique de la cellule humaine (fig. 1 A) est complexe ; ses 23 paires de chromosomes permettent un nombre prodigieux de combinaisons (2^{23} pour les gamètes et 2^{46} pour l'œuf fécondé). L'observation des 23 paires de chromosomes est possible grâce à la technique suivante : au cours de la division cellulaire, on provoque, sous l'influence de la force osmotique, l'éclatement de la cellule. Les chromosomes se dispersent (fig. 1 A) ; la préparation est alors

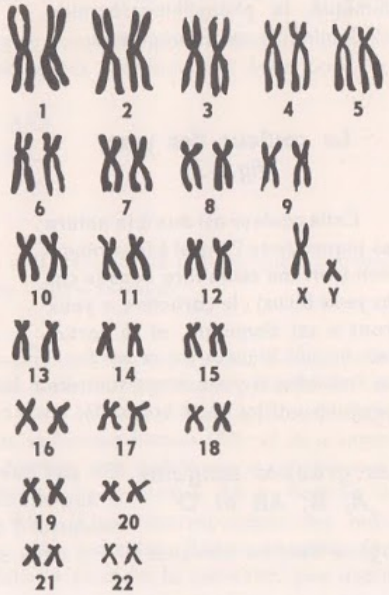


FIG. 2. - *Equipement chromosomique d'un homme normal.*

photographiée; on découpe sur cette photographie chacun des chromosomes, ce qui permet leur classement et donne la disposition représentée par les figures 1 B et 2. On peut compter et différencier les unes des autres ces 23 paires de chromosomes; ce fut le point de départ des progrès de la génétique humaine. D'autre part, la longue durée des générations et la fécondité restreinte limitent l'application des lois statistiques, tandis que des raisons évidentes rendent impossible l'application de la méthode expérimentale des croisements dirigés. Par contre, la médecine fournit une quantité innombrable d'informations.

QUELQUES CAS SIMPLES D'HÉRÉDITÉ CLASSIQUE

On connaît un certain nombre de caractères relevant de l'hérédité humaine, dominante ou récessive. A côté de nombreux caractères morphologiques tels que la couleur des yeux ou des cheveux, on connaît aussi des cas d'hérédité de caractères physiologiques, par exemple de sensibilité gustative : l'aptitude à percevoir le goût d'une substance chimique, la phénylthiocarbamide, est dominante sur l'inaptitude.

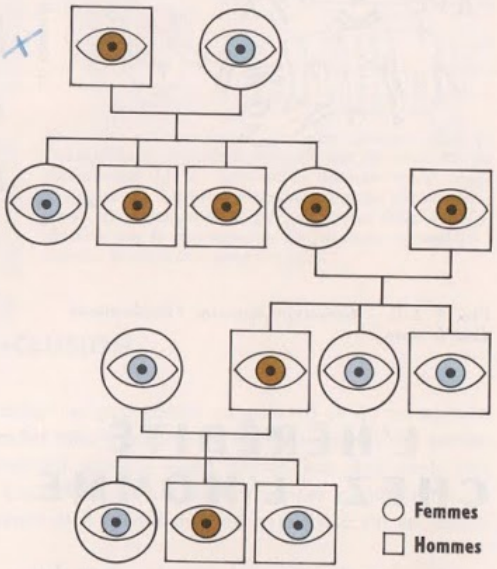


FIG. 3. - *Transmission de la couleur des yeux. Le caractère brun (B) étant dominant, le caractère bleu (b) récessif, on peut affirmer que tous les individus à yeux bleus sont des homozygotes* bb *et tous les individus à yeux bruns de l'exemple étudié ici des hétérozygotes* Bb. *Il s'agit d'un exemple familial et non d'une étude statistique.*

La couleur des yeux (fig. 3)

Cette couleur est due à la nature des pigments de l'iris et à leur répartition (sur une seule face dans le cas des yeux bleus) ; le caractère « yeux bruns » est dominant, et le caractère « yeux bleus » est récessif. Les individus à yeux bleus sont donc homozygotes par rapport à ce caractère ; les hétérozygotes ont les yeux bruns (1).

Les groupes sanguins A, B, AB et O

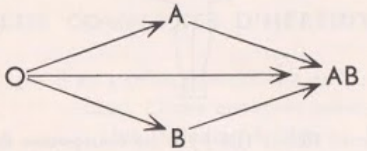
On sait que lorsqu'on mélange des sangs incompatibles, il y a agglutination des hématies du donneur par le plasma du récepteur ; ce phénomène est dû à l'existence d'un agglutinogène dans les hématies (il y a deux sortes d'agglutinogènes : A et B) et à la présence

(1) Cependant, il y a des exceptions à cette règle : le bleu de certains yeux se transmet comme un caractère dominant.

d'une agglutinine dans le plasma (anti-A ou anti-B). La répartition en est indiquée dans le tableau ci-dessous :

Groupe	Agglutinogène des hématies	Agglutinine du plasma
A	A	anti-B
B	B	anti-A
AB	A + B	néant
O	néant	anti-A + anti-B

La rencontre d'un agglutinogène et de l'agglutinine correspondante entraîne l'agglutination ; on voit que les possibilités de transfusion sont limitées à celles qu'indique le schéma suivant :



auxquelles on ajoute bien entendu les possibilités à l'intérieur d'un même groupe.

Les gènes qui déterminent les groupes A et B ne se dominent pas entre eux, mais sont dominants par rapport à celui du groupe O. Les génotypes possibles sont donc, pour les différents groupes :

groupe A : A/A ou A/O
groupe B : B/B ou B/O
groupe AB : A/B
groupe O : O/O

Il y a donc six formules génotypiques possibles, et il est facile de prévoir quels peuvent être les descendants de conjoints présentant l'une ou l'autre formule.

Le facteur Rhésus (fig. 4)

Il s'agit d'un groupe sanguin qui se superpose, indépendamment d'elle, à la répartition des quatre groupes précédents. Les hématies d'un individu possédant le facteur Rhésus (Rh +) introduites dans le sang d'un individu ne possédant pas le facteur Rhésus (Rh —) le « sensibilisent » : il se produit dans le plasma de ce dernier une substance « antirhésus », capable par la suite d'agglutiner les hématies Rh +. Le caractère Rh + domine le caractère Rh —. Aux génotypes Rh +/Rh + et Rh +/Rh — correspondent des individus Rhésus-positifs ; au génotype Rh —/Rh — des individus Rhésus-négatifs. On comprend que l'importance de ces faits soit essentielle pendant la gestation, peu avant l'accouchement, lorsque le fœtus fabrique ses hématies, à cause de l'échange des sangs mère-enfant (fig. 4).

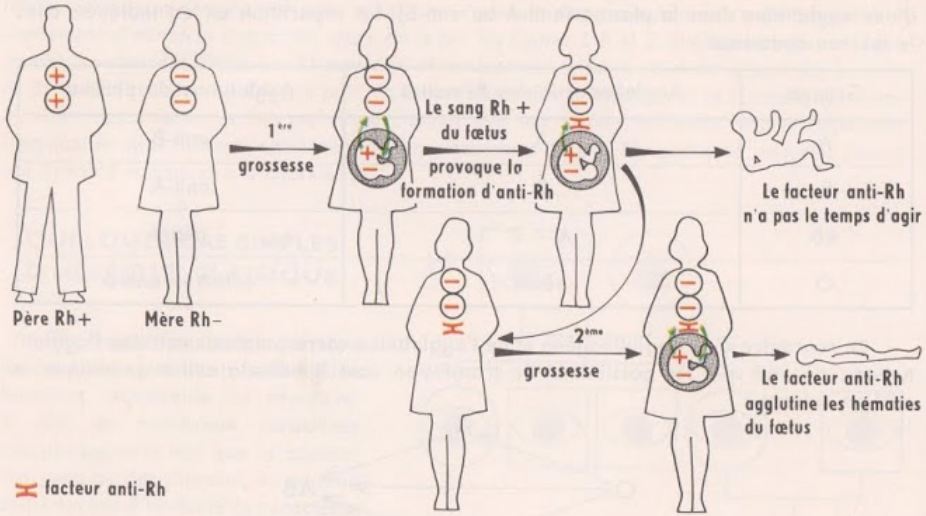


FIG. 4. - *Transmission du facteur Rhésus* (Rh+) *et ses conséquences dans le cas où la mère est Rh—.*

La drépanocytose

La drépanocytose, ou anémie falciforme, est une maladie caractérisée par l'apparition dans le sang d'hématies en forme de faucille, ou drépanocytes (fig. 5). L'hémoglobine de ces hématies, dite hémoglobine S, diffère de l'hémoglobine normale A par un seul acide aminé : le sixième acide aminé de l'une des chaînes de polypeptides constituant la molécule est l'acide glutamique dans l'hémoglobine normale A, tandis que c'est la valine dans l'hémoglobine S.

FIG. 5. - *Hématies en forme de faux ou de feuilles de Houx. Drépanocytes comparées à une hématie normale.*

Les individus homozygotes S/S, extrêmement anémiques, ne survivent généralement pas au-delà de l'âge de dix ans. Les individus hétérozygotes A/S ne présentent que des symptômes atténués. La fréquence de cette maladie dans les régions chaudes et humides, (conditions climatiques), alors que c'est une maladie héréditaire, posait une question. Or on s'est aperçu que les individus porteurs du gène S étaient plus résistants au paludisme (on sait que le Protozoaire du paludisme se nourrit de l'hémoglobine des hématies) ; ils ont donc un avantage sélectif (voir chapitre 28 « Les théories de l'évolution ») sur les individus normaux dans les régions où sévit le paludisme, alors qu'ailleurs ils sont au contraire désavantagés à cause de leur anémie.

Les grandes tares humaines héréditaires

Elles provoquent des monstruosités, par exemple celle qui réduit les membres à l'état de moignons. Ces tares sont généralement récessives : si elles étaient dominantes, les individus qui les présentent auraient peu de chances de se marier et d'avoir des enfants ; mais cette récessivité même explique la persistance du gène de l'anomalie, masqué par le gène normal, dans la population. L'anomalie n'apparaîtra que s'il y a rencontre de deux gènes anormaux, créant l'homozygotie. Il est évident que les chances de rencontre sont plus grandes au sein d'une même famille, si l'un des ascendants communs était porteur de ce gène ; d'où le danger des mariages consanguins.

On comprend aussi que si des gènes sont modifiés, par des radiations atomiques par exemple, l'anomalie correspondante n'apparaîtra pas tant qu'ils seront appariés avec des gènes normaux, mais ils se répandront dans la population, augmentant chaque fois les chances de rencontre ; l'apparition de la tare est différée, mais lorsqu'elle surviendra, il sera trop tard pour réagir contre la cause initiale.

CAS PLUS COMPLEXES D'HÉRÉDITÉ

Hérédité liée au sexe : l'hémophilie

Il est parfois plus difficile de trouver les règles de la transmission. Citons quelques exemples.

Une maladie héréditaire, l'hémophilie, n'affecte que les hommes (quelques très rares cas cependant chez les femmes). Elle est caractérisée

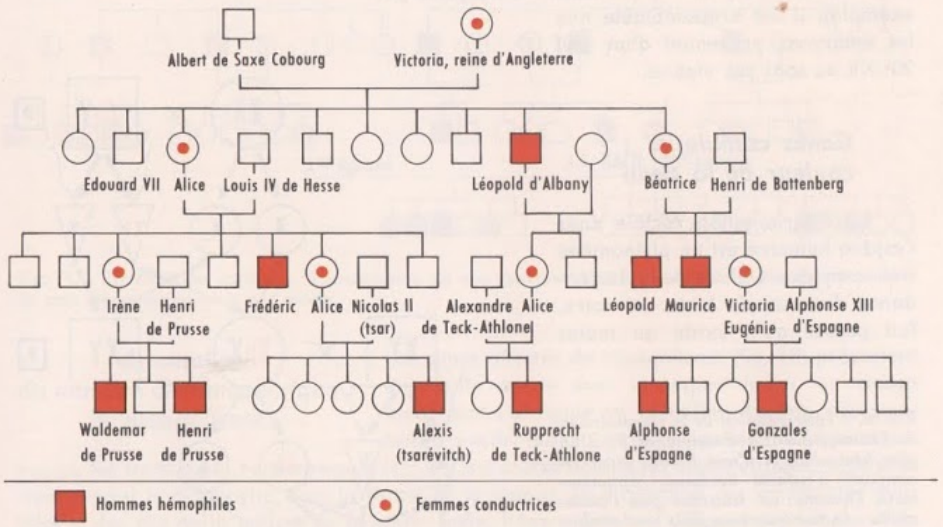


FIG. 6. - *Transmission de l'hémophilie dans la descendance de la reine Victoria. De la maison d'Angleterre, l'hémophilie a gagné les maisons de Battenberg, de Prusse, de Russie, de Teck-Athlone, d'Espagne. Par contre, l'hémophilie ne s'est pas transmise à la branche régnante de la maison d'Angleterre, branche issue d'Édouard VII, qui n'était pas hémophile.*

par la déficience en un « facteur antihémophilique », indispensable à la coagulation du sang ; celle-ci est alors très lente, de telle sorte que la moindre blessure engendre une hémorragie prolongée, extrêmement dangereuse. Cette maladie n'affecte que les hommes, mais les femmes transmettent ce caractère (fig. 6) : c'est un cas d'hérédité liée au sexe, comparable à celui qui a été étudié page 330 à propos de la Drosophile. Il faut donc se reporter à l'équipement chromosomique de l'espèce humaine. Sur les 23 paires de chromosomes de l'espèce humaine, il y a 22 paires d'autosomes et une paire de chromosomes sexuels XY (fig. 2). En ne considérant que les chromosomes sexuels, le génotype mâle est XY, et le génotype femelle XX. La figure 7 montre que les chromosomes sexuels ont une partie homologue *bc*, et des parties caractéristiques de chacun d'eux *ab* pour X et *cd* pour Y. On doit donc supposer que le gène responsable de l'hémophilie, porté par un chromosome X, est récessif : Xh (fig. 8). Il n'y aurait de chances de voir une femme hémophile que par la rencontre de deux gènes anormaux Xh/Xh ; mais d'une part le gène Xh est peu répandu et d'autre part, si cette rencontre peut se produire (en union consanguine par exemple), il est vraisemblable que les embryons provenant d'un œuf Xh/Xh ne sont pas viables.

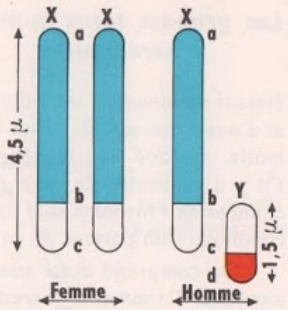


FIG. 7. - *Schéma des chromosomes sexuels humains montrant la répartition des territoires homologues et non homologues. Chez l'homme, les gènes portés par les segments* ab *et* cd *s'expriment toujours, car ils n'ont pas d'allèles. Ainsi les gènes de l'hémophilie et du daltonisme sont localisés sur le segment* ab.

Gènes cumulatifs : couleur de la peau

La détermination raciale dans l'espèce humaine est un phénomène très complexe. L'étude de la descendance d'un couple blanc × noire, fait penser qu'il existe au moins trois paires de gènes réglant la pigmentation ; le génotype noir est AA BB CC, et le génotype blanc aa bb cc ; ces gènes sont dits cumulatifs, la peau étant d'autant plus pigmentée que le génotype contient plus de facteurs dominants. L'union race noire × race blanche donne en 1re génération des mulâtres : Aa Bb Cc. Un mulâtre forme donc huit sortes de gamètes : ABC, ABc, AbC, Abc, aBC, aBc, abC, abc. Dans l'union de deux mulâtres, il y a 64 combinaisons possibles, et sur ces 64, une seule chance de retrouver le génotype AA BB CC, et une seule de retrouver le génotype aa bb cc, les 62 autres étant des mulâtres plus ou moins foncés selon le nombre de gènes de noirceur et de blancheur.

L'étude des grandes familles de mathématiciens, de musiciens (fig. 9), de peintres, nous renseigne sur l'hérédité des aptitudes, mais il doit intervenir, là aussi, de nombreux gènes.

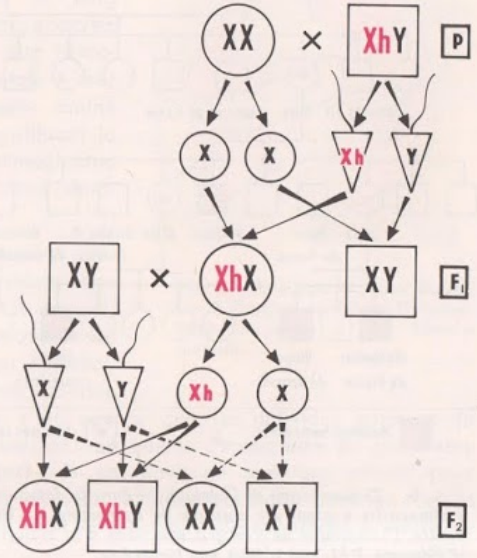


FIG. 8. - *Interprétation de la transmission de l'hémophilie. La descendance F_1 d'un père hémophile et d'une femme saine est composée d'enfants normaux. Apparemment l'homme ne transmet pas l'hémophilie ; en fait toutes ses filles sont conductrices. Si ces filles épousent des hommes sains, statistiquement elles pourront avoir un garçon hémophile sur deux ; leurs filles seront normales, mais une fille sur deux pourra être conductrice.*

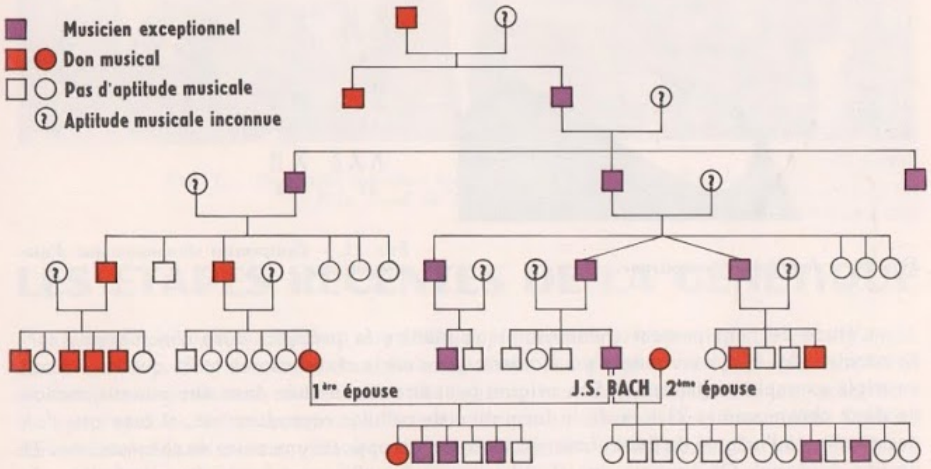


FIG. 9. - *Hérédité des aptitudes. Transmission du don musical dans la famille de Bach. Le mécanisme de cette transmission n'est pas connu.*

Anomalies du nombre chromosomique : le mongolisme

Les sujets affectés de mongolisme (fig. 10) présentent une taille courte avec un aspect trapu, un visage aplati par l'atrophie de la racine du nez, des yeux bridés ; cette morphologie rappelle, de façon assez vague, les traits de la race mongole (1) ; il y a d'autres anomalies moins visibles, mais précieuses pour le diagnostic, dans la forme de la langue, la disposition des empreintes digitales et des plis de la paume de la main. Enfin, l'âge mental ne dépasse guère celui d'un enfant de six à sept ans. Cette anomalie est relativement fréquente (1 pour 700 nouveau-nés).

(1) On tend à remplacer l'appellation « mongolisme », peu courtoise pour les Hommes de race mongole, par « trisomie 21 » (voir le texte).

FIG. 10. - *Jeune fille mongolienne.*

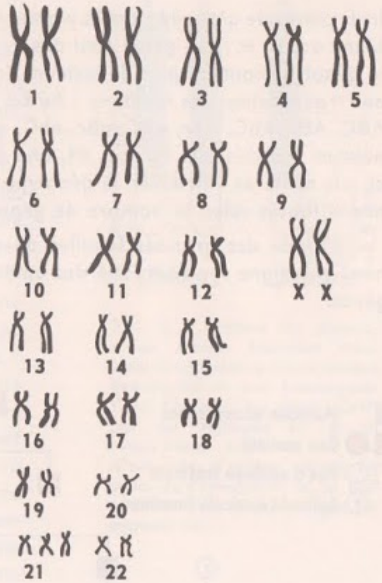


FIG. 11. - *Équipement chromosomique d'une mongolienne.*

L'étude de l'équipement chromosomique montre la présence d'un chromosome surnuméraire (fig. 11); on a même pu montrer que c'est le chromosome n° 21 qui est présent en triple exemplaire (trisomie). Son origine peut être recherchée dans une non-disjonction de deux chromosomes 21 lors de la formation de cellules reproductrices, si bien que l'un des gamètes à l'origine de l'« œuf mongolien » aurait apporté une paire de chromosomes 21 au lieu d'un seul. On suppose que c'est le gamète femelle en se fondant sur le fait que la maladie est d'autant plus fréquente que la mère est plus âgée.

D'autres maladies ont été reconnues comme ayant une origine analogue, notamment lorsqu'il s'agit de chromosomes sexuels supplémentaires, ou au contraire absents, causes de stérilité ou d'anomalies sexuelles.

Conclusion Ainsi s'ouvre en médecine un nouveau chapitre de pathologie héréditaire. Les connaissances accumulées déboucheront sur une nouvelle thérapeutique dans le but de redresser les « erreurs » génétiques ; mais il faut connaître pour cela le mécanisme d'action des gènes. Le chapitre suivant nous fera voir les rapides progrès de la connaissance dans ce domaine.

Cl. Keystone

FIG. 1. - *De gauche à droite : les professeurs Monod, Lwoff et Jacob. Prix Nobel de Médecine 1965.*

LES ÉTAPES RÉCENTES DE LA GÉNÉTIQUE

La génétique formelle atteignait vers 1950 une remarquable précision ; à partir de ce moment, c'est un nouvel aspect de cette science qui va se développer, dirigeant les équipes de chercheurs, où collaborent généticiens, médecins et biochimistes, vers de nouvelles voies de recherche : il s'agit d'élucider les mécanismes par lesquels les gènes peuvent exercer leur action. Trouvant son matériel d'étude surtout chez les organismes inférieurs (Moisissures, Bactéries et Virus), la « génétique moléculaire » semble abandonner celui des premiers généticiens (Pois et Maïs, Souris et Drosophiles). Cependant l'intérêt de ces recherches s'étend aussi aux végétaux et aux animaux supérieurs et jusqu'à l'Homme.

A - RELATION GÈNE-CARACTÈRE

Muller et la production artificielle des mutations Dès l'origine, les lois de l'hérédité ont été établies en se servant de mutants ; le terme a été utilisé pour la première fois par Hugo de Vries vers 1890. Mais l'apparition de mutations spontanées est relativement rare, irrégulière dans sa fréquence ; il n'est pas toujours possible de déceler une mutation au moment de son apparition ; l'interprétation du mécanisme de cette apparition est délicate.

Muller, en 1926, a donc permis un progrès considérable en mettant au point des méthodes de production artificielle de mutations par irradiation aux rayons X. Le taux de mortalité est élevé : beaucoup de mutations sont « létales », c'est-à-dire qu'elles ne

permettent pas la survie de l'œuf, de l'embryon ou de la larve. Cependant cette méthode, appliquée d'abord aux Drosophiles, a fourni à Morgan et à ses élèves de très nombreuses souches mutantes par la couleur du corps ou des yeux, la taille et la forme des ailes, des antennes etc. Puis cette action mutagène des rayons X, et d'autres radiations ionisantes ou de très courte longueur d'onde, a été étendue à de nombreux autres organismes. On a pu ainsi, non seulement fournir du matériel pour l'étude des lois de la transmission héréditaire puis vérifier les cartes chromosomiques (voir chap. 19), mais surtout, en le perturbant, étudier le mécanisme d'action des gènes : c'est ce dernier point dont nous allons voir l'application.

N'oublions pas un autre aspect de cette étude, qui a révélé le danger que peut présenter pour le patrimoine héréditaire humain l'utilisation fréquente en médecine des radiations de très faible longueur d'onde, et qui nous met en garde contre le « péril atomique ».

Ephrussi et Beadle : du gène au caractère

Par la technique des transplantations d'organes larvaires, vers 1935, Éphrussi et Beadle ont pu étudier avec une grande précision le contrôle par les gènes de la pigmentation des Insectes, par exemple chez un Papillon voisin des Teignes, *Ephestia*, ou Papillon de farine (fig. 2). Cet Insecte présente un mutant albinos chez qui la peau de la larve est incolore et dont l'adulte a les yeux rouges, alors que la forme normale présente une larve à peau pigmentée et un adulte aux yeux noirs. L'implantation d'organes de larve normale sur une larve albinos (fig. 3) provoque l'apparition d'un adulte normal ; par contre l'opération inverse ne modifie pas la teinte. Il semble donc que la larve albinos soit incapable de fabriquer le pigment, faute d'un constituant nécessaire, et que si on apporte cette substance le pigment peut être fabriqué. L'existence de cette substance est vérifiée par l'injection d'extrait de larve de type normal à des larves albinos ; il y a formation de pigment.

Éphrussi et ses collaborateurs ont poussé plus loin leurs investigations et isolé les substances chimiques intermédiaires entre gène et caractère, mais les systèmes biologiques considérés sont complexes. Il nous suffira de retenir de ces travaux un fait

FIG. 2. - *Ephestia ou Papillon de farine (x 2,5).*

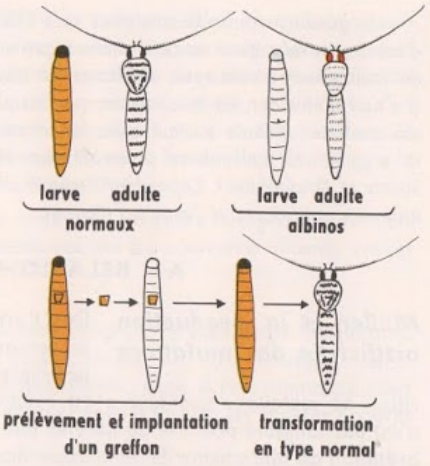


FIG. 3. - *Mise en évidence de l'activité des gènes dans des réactions chimiques : pigmentation du corps et des yeux chez Ephestia.*

essentiel : **la réalisation du phénotype se fait par une chaîne de réactions chimiques, et les étapes de cette chaîne sont sous la dépendance du génotype.**

Beadle et Tatum : relation un gène - une enzyme

Le problème a été repris en 1948, par une méthode différente. Par l'action de radiations, selon les méthodes de Muller, Beadle et Tatum cherchent à provoquer des mutations qui pourraient perturber des réactions chimiques connues et relativement simples. Ils ont l'idée de choisir un micro-organisme aux besoins nutritionnels simples et faciles à déterminer, la Moisissure *Neurospora*, dont le cycle a été décrit au chapitre 19.

Ses besoins nutritionnels sont bien étudiés : le mycélium se développe facilement en tubes à essais sur de la gélose contenant des sels minéraux (sels d'ammonium fournissant l'azote), du saccharose (fournissant le carbone), et une seule vitamine, la biotine. C'est donc que *Neurospora* est capable de produire lui-même les autres vitamines et les acides aminés nécessaires pour sa vie et sa reproduction. Un tel milieu est appelé « milieu minimum ».

Rappelons ici que les réactions nécessaires à la vie sont dues à la présence de catalyseurs spécifiques, les enzymes ; les enzymes sont des protéines ; elles sont spécifiques : une enzyme donnée ne peut catalyser qu'une réaction ou une seule catégorie de réactions. Le pouvoir de synthèse des cellules vivantes varie selon les enzymes qu'elles possèdent. Si une cellule est incapable de faire la synthèse d'un composé essentiel, elle a besoin de ce composé comme aliment.

Les expérimentateurs commencent par exposer aux rayons X des spores de multiplication. Les mycéliums provenant de ces spores sont croisés avec des mycéliums provenant de spores non traitées. On obtient ainsi des asques dont les ascospores sont recueillies et cultivées en milieux séparés (cultures pures). On recherche alors les besoins nutritifs des mycéliums obtenus. Transférés sur milieu minimum, certains ne peuvent pas se multiplier : il y a eu mutation ; par le croisement avec des souches normales, on s'assure que c'est bien un caractère héréditaire. La souche mutante ne pou-

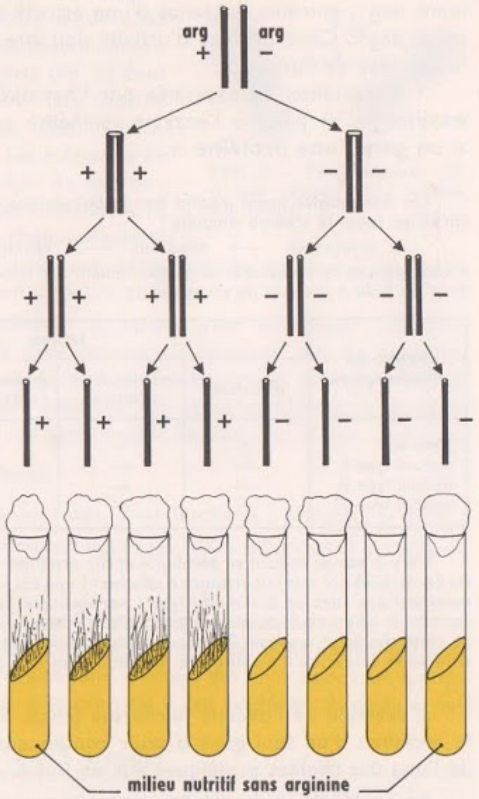


FIG. 4. - *Mise en évidence de l'activité des gènes dans des réactions chimiques. Test d'hérédité.*

vant se multiplier sur milieu minimum, il y a donc une substance qu'elle est maintenant incapable de synthétiser ; il faut rechercher systématiquement quelle est cette substance, par des cultures sur milieu minimum additionné de l'une ou l'autre des vitamines ou de l'un ou l'autre des acides aminés indispensables ; l'opération peut être longue, mais on peut conserver indéfiniment ces mycéliums avec leurs caractères par la multiplication végétative, et sur milieu enrichi avec les différents acides aminés et vitamines afin d'être assuré de la survie.

C'est ainsi qu'on isole des mutants incapables de se multiplier sur milieu minimum, mais qui se multiplient sur ce même milieu additionné d'un acide aminé : l'arginine. Ce sont des mutants incapables de faire la synthèse de l'arginine ; on les dit arg−, alors que la souche normale est arg+. Le test d'hérédité (fig. 4), c'est-à-dire le croisement du type muté avec le type normal, montre que le **caractère s'isole comme il est prévu pour la différence d'un seul gène.**

Nous pouvons donc retenir de cette étude un fait essentiel : la présence d'un gène muté, arg−, entraîne l'absence d'une activité enzymatique qui existe dans la souche normale, arg+. Cette absence d'activité doit être due à l'absence de l'enzyme qui gouverne la synthèse de l'arginine.

Cette relation est exprimée par l'hypothèse de Beadle et Tatum : **« un gène, une enzyme »**, et puisque l'enzyme synthétise une protéine de structure, on peut ajouter **« un gène, une protéine »**.

Les biochimistes ayant montré que la biosynthèse de l'arginine se fait à partir de l'ornithine et de la citrulline, selon le schéma simplifié :

précurseur ⟶ ornithine ⟶ citrulline ⟶ arginine ⟶ (protéines)

il était logique de rechercher le comportement des mutants arg− en présence de ces précurseurs. Effectivement on isole 3 groupes de mutants :

Types de Neurospora	Milieu				
	minimum	minimum + ornithine	minimum + citrulline	minimum + arginine	+ indique la possibilité de développement et — l'absence de développement.
normal	+	+	+	+	
mutant type I	—	—	—	+	
mutant type II	—	—	+	+	
mutant type III	—	+	+	+	

Il n'y a pas de mutant se développant sur ornithine et non sur citrulline. On voit que chaque type muté est caractérisé par son impuissance à effectuer l'une des transformations de la chaîne. De plus les biochimistes montrent que chez un mutant du type I par exemple, la citrulline s'accumule bien qu'il soit capable de la synthétiser : il n'est pas capable de la transformer en arginine. Le biochimiste qui a pu isoler toutes les enzymes de cette chaîne et analyser les produits de transformation est ainsi associé au généticien qui par les tests d'hérédité vérifie qu'il s'agit de la mutation d'un seul gène.

L'exemple de l'anémie falciforme (chap. 20) précise encore ce parallélisme, puisque la mutation d'un seul gène a pour conséquence le remplacement d'un seul acide aminé de l'une des chaînes protéiques par un autre, également bien défini.

Le problème de la relation entre le gène et le caractère s'est ainsi précisé : le gène contrôle la formation d'une substance chimique bien définie. Pour comprendre le mécanisme de cette action, il faut d'abord connaître la nature chimique des gènes.

B - NATURE CHIMIQUE DU MATÉRIEL HÉRÉDITAIRE

On sait qu'un gène :

— est une particule matérielle qui occupe sur le chromosome un emplacement bien défini ;

— peut se reproduire exactement semblable à lui-même (il est autocatalytique), mais qu'il est toutefois capable de mutation ;

— dirige la synthèse de constituants cellulaires à activité catalytique, les enzymes (il est hétérocatalytique).

Il faut donc chercher quelles sont les molécules répondant à ces propriétés.

Griffith : la « transformation » bactérienne

Le Pneumocoque est l'agent d'une pneumonie aiguë chez l'Homme et les Mammifères : c'est une Bactérie (fig. 5) dont les corps arrondis sont réunis par deux, sous une capsule plus claire de nature glucidique ; l'injection dans le péritoine de la Souris cause la maladie mortelle. Les méthodes de culture pastorienne permettent la multiplication du microbe sur milieu convenable. Une goutte de culture, étalée à la surface d'un milieu nutritif gélifié, permet à chaque Bactérie de se multiplier sur place ; chacune donne alors une petite colonie, visible à l'œil nu, et d'aspect lisse. On peut continuer indéfiniment de telles cultures.

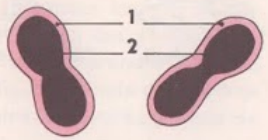


FIG. 5. - *Pneumocoques (2) et leur capsule (1). Schéma très grossi.*

Mais parfois une colonie d'aspect différent apparaît, avec un aspect rugueux. Examinées au microscope, les Bactéries de cette colonie ne montrent pas de capsules. Injectées à la Souris, elles ne provoquent pas la maladie : dépourvues de capsule, elles sont phagocytées. Cultivées, elles fournissent toujours des colonies identiques à elles-mêmes ; il s'agit donc d'une modification du patrimoine héréditaire, d'une mutation.

On dispose ainsi de deux types de Bactéries :

— normales, virulentes, encapsulées, à colonies lisses, dites Bactéries S (smooth = lisse) ;

— mutantes, avirulentes, sans capsule, à colonies rugueuses, dites Bactéries R (rough = rugueux).

Griffith (1928) injecte à des Souris (fig. 6) des Pneumocoques vivants du type R, donc avirulents, et simultanément des Pneumocoques de type S, mais tués, donc également non virulents. La Souris meurt de la pneumonie, et son sang contient des Pneumocoques encapsulés et virulents. Les Bactéries S tuées ont « transformé » les bactéries R vivantes en Bactéries S :

R + S tuées ⟶ S vivantes

Cette transformation est une hybridation, mais à partir de cadavres de Bactéries !

De plus, une telle transformation peut se faire en culture *in vitro* ; la Souris ne joue qu'un rôle accessoire.

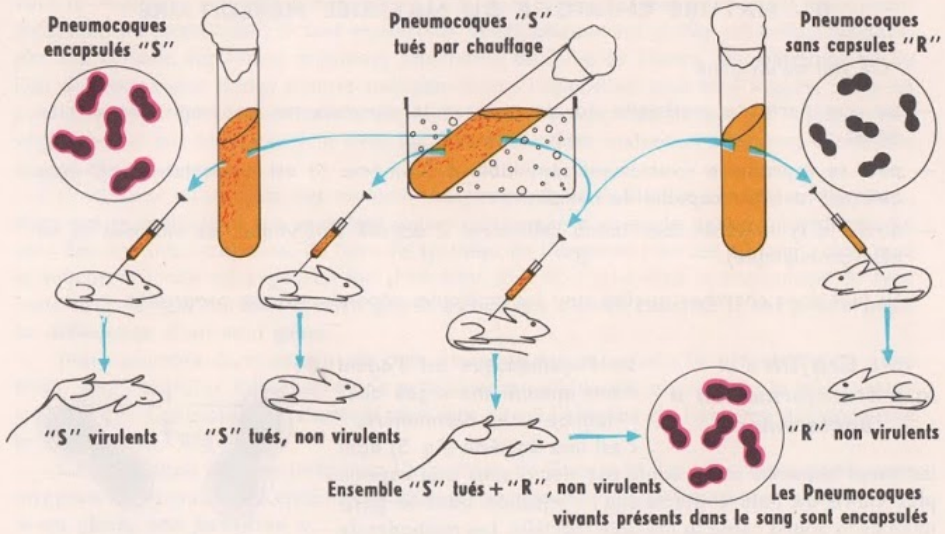


FIG. 6. - *Nature chimique du matériel héréditaire. Schéma de l'expérience de Griffith.*

Avery, Mac Leod et Mac Carthy : la nature du principe transformant

Les recherches de ces auteurs montrent qu'en éliminant, par des enzymes spécifiques, la capsule, ou les protéines, ou l'ARN des Bactéries tuées, leur activité transformante n'est pas modifiée ; mais l'action de la désoxyribonucléase (ADNase), enzyme qui hydrolyse l'ADN, fait disparaître cette activité. On peut purifier l'ADN des Bactéries tuées ; des quantités infimes, quelques millionièmes de gramme par cm³, suffisent à la transformation. On peut donc, en précisant la formule donnée ci-dessus, symboliser la transformation :

R + ADN de S ⟶ S vivantes

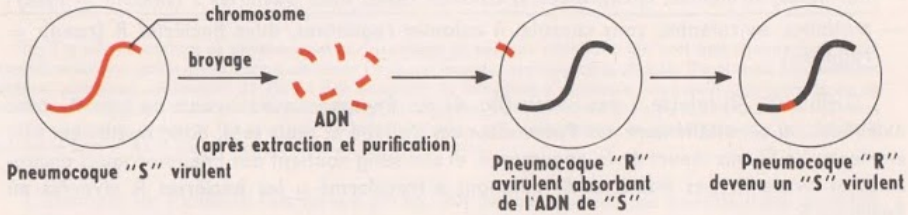


FIG. 7. - *Schéma d'une expérience de transformation prouvant la nature (ADN) du matériel génétique. (Un court segment d'ADN de « S » a remplacé son homologue de « R » ; il y a recombinaison génétique).*

On peut donc penser que des molécules de l'ADN provenant de S ont été incorporées au chromosome de Pneumocoques R, remplaçant des molécules homologues (fig. 7). En effet

la transformation n'est pas restreinte au cas des capsules, mais s'applique aux différentes propriétés du Pneumocoque : virulence, synthèse de glucides spécifiques, sensibilité aux antibiotiques, etc. ; elle a été retrouvée chez les Virus, en particulier les Bactériophages.

Chez les organismes supérieurs, le matériel génétique est beaucoup plus complexe ; l'ADN n'y est pas libre, mais associé à des protéines ; le nombre de gènes est peut-être de l'ordre du million. On comprend qu'il n'y ait pas de faits précis, mais tout un faisceau de données indirectes qui permettent de généraliser : **l'ADN est le matériel génétique.**

L'étude de la mitose nous avait montré comment l'équipement chromosomique est transmis fidèlement de la cellule mère aux cellules filles. Mais le problème est cette fois transféré à l'échelle moléculaire ; à la génétique formelle succède la génétique moléculaire.

Watson et Crick : la structure de l'ADN

Nous venons de montrer toute l'importance de l'ADN. C'est une énorme molécule dont la masse moléculaire dépasse un million. En 1953, à la suite de travaux expérimentaux et théoriques, Watson (biologiste américain) et Crick (physicien anglais) imaginèrent un modèle de la molécule d'ADN qui permit d'interpréter bien des phénomènes de biologie cellulaire jusqu'alors incompréhensibles. Il faut bien comprendre qu'il ne s'agit pas d'une photographie de la molécule, mais d'un modèle (fig. 8). L'étude des spectres de diffraction aux rayons X a permis de mesurer la distance entre les divers éléments de la chaîne moléculaire.

La molécule d'ADN se présente sous l'aspect d'une double hélice dont le pas est de 34 Å et le diamètre de 20 Å. Chacune des hélices est constituée par une succession de molécules de désoxyribose (ose en C_5) et d'acide phosphorique combinées les unes aux autres. Ces deux hélices sont reliées entre elles par des barreaux formés de quatre bases organiques : adénine, thymine, cytosine, guanine. Sur la figure 8, l'adénine est représentée en bleu, la thymine en jaune, la cytosine en vert, la guanine en rose.

On voit qu'il n'existe que quatre sortes de barreaux, en tenant compte de l'orientation gauche-droite.

Adénine — Thymine	Cytosine — Guanine
Thymine — Adénine	Guanine — Cytosine

Ce sont les seules combinaisons possibles, ces quatre bases ne se combinant pas indifféremment entre elles. On appelle **nucléoside** (fig. 10) l'ensemble déxosyribose-base, et **nucléotide** (fig. 9 et 10), le groupement acide phosphorique-désoxyribose-base. Les deux moitiés de « l'échelle » sont reliées par des liaisons hydrogène (fig. 10).

On admet qu'au moment de la duplication des chromatides l'échelle se scinde au niveau des liaisons hydrogène,

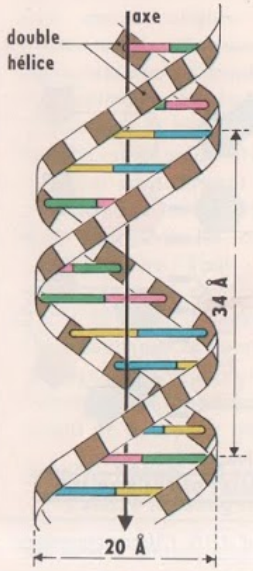


FIG. 8. - *Schéma montrant la disposition dans l'espace des deux chaines de polynucléotides formant la molécule d'ADN. Le désoxyribose est représenté en bistre, l'acide phosphorique en blanc. Pour les bases, voir le texte.*

chaque demi-échelle étant complétée par une demi-échelle identique à celle qui lui correspondait auparavant, l'adénine ne pouvant se combiner qu'avec la thymine, et la cytosine qu'avec la guanine (fig. 11).

Il en résulte deux molécules d'ADN filles absolument identiques à la molécule mère, et possédant rigoureusement la même information. Les deux cellules issues de la division porteront donc, elles aussi, exactement la même information que la cellule mère et la transmettront à leur descendance.

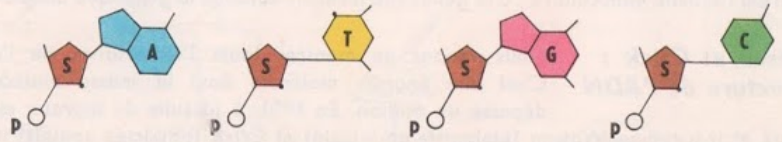


FIG. 9. - *Structure chimique, semi-schématique, des quatre nucléotides. P = acide phosphorique ; S = sucre (désoxyribose) ; A = adénine ; T = thymine ; G = guanine ; C = cytosine.*

On touche donc ici les processus fondamentaux du mécanisme vital, processus absolument caractéristiques de la vie. Il y a, en effet, dans la nature actuelle, une coupure franche entre le monde inorganique et le monde organisé. Aucune transition n'a jamais été mise en évidence : les molécules autoreproductrices comme l'ADN ne se rencontrent que chez les êtres organisés, des Virus à l'Homme.

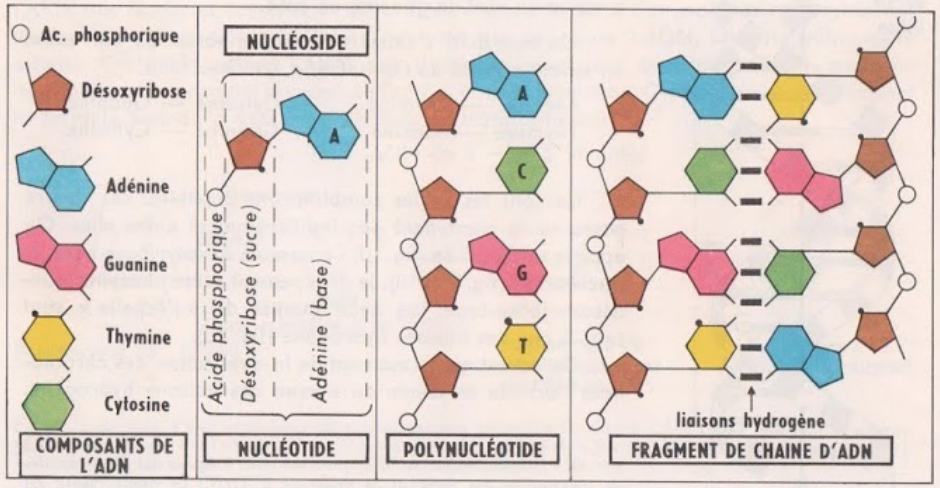


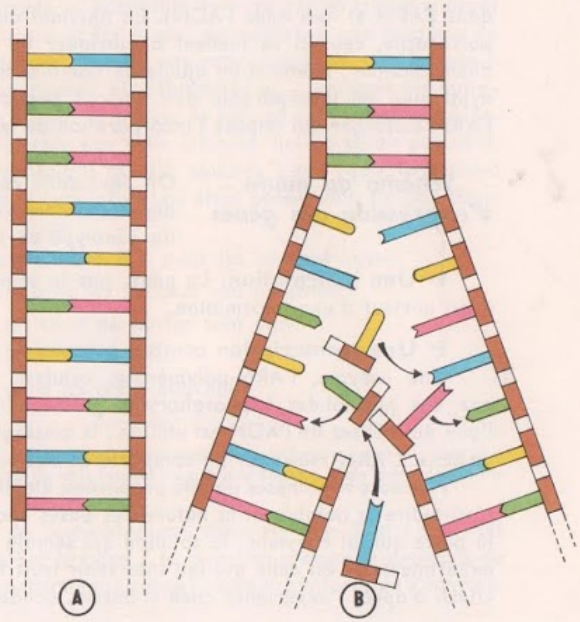
FIG. 10. - *Structure chimique, semi-schématique, d'une portion de la molécule d'ADN. (Mêmes conventions que pour la figure 9.)*

D'autre part l'enchaînement rigoureux des paires de bases peut donner lieu à des combinaisons extrêmement variées : si dans une chaîne il y avait 100 nucléotides (et il y en a toujours beaucoup plus), il y aurait 4^{100} combinaisons possibles ; aussi **la diversité des macromolécules d'ADN est-elle prodigieusement grande.**

Enfin, **un changement dans l'enchaînement rigoureux des paires de bases peut être à l'origine d'une mutation.**

C - MODE D'ACTION DES GÈNES

FIG. 11. - *Schéma du mécanisme de duplication de la double chaîne d'ADN. A : double chaîne initiale. B : Séparation des deux chaînes, mise en place des nouveaux nucléotides, et formation de deux doubles chaînes d'ADN identiques à la double chaîne initiale.*



Nous connaissons maintenant la structure de la molécule d'ADN, molécule auto-reproductible et codée au moyen de l'ordre de succession des bases A, T, G et C. C'est en quelque sorte un message écrit en 4 lettres. Tel est le « langage nucléique ». Nous savons d'autre part que les protéines sont des polymères d'acides aminés unis par des liaisons peptidiques, et que leur nature et leur ordre d'enchaînement sont caractéristiques de chaque protéine. L'enchaînement linéaire des acides aminés constitue la structure primaire de la protéine ; la chaîne peut se replier ou s'enrouler sur elle-même selon diverses modalités qui caractérisent sa structure secondaire et sa structure tertiaire d'où découlent les propriétés de cette protéine. Tout dépend donc de la séquence des acides aminés. Il y a 20 acides aminés dans les protéines, de sorte que les molécules de protéines sont, pour continuer la comparaison, des mots écrits avec un alphabet de 20 lettres : c'est le « langage protéique ». Les travaux de Beadle et Tatum (ci-dessus p. 357) ont montré l'étroite correspondance entre ces deux langages. Le rôle du généticien est donc maintenant de découvrir cette relation, c'est-à-dire en quelque sorte la clef du code.

Lwoff, Jacob, Monod : l'ARN messager Ces chercheurs, constatant que les ARN des ribosomes (voir chap. 10) ont toujours à peu près la même composition globale, en opposition avec la variété des séquences des acides aminés tant des gènes que des protéines, émettent l'hypothèse d'un autre ARN, intermédiaire entre le gène et la protéine, d'où le nom d'ARN messager.

On a montré que les Bactéries renferment à côté de l'ARN de transfert et de l'ARN ribosomique, relativement stables, une petite quantité d'ARN, 5 % de l'ensemble, doué d'une considérable capacité de renouvellement ; cet ARN pourrait être l'ARN messager.

D'autres auteurs, en injectant aux ribosomes obtenus par ultra-centrifugation d'un extrait bactérien l'ARN messager d'un Virus, sont parvenus à obtenir *in vitro* la synthèse de protéines au contact des ribosomes bactériens ; ces protéines ont toutes les caractéristiques de la protéine d'enveloppe du Virus.

Ainsi le ribosome n'est en lui-même porteur d'aucune information stable : il n'est qu'un élément du rouage servant à déchiffrer l'information apportée par un ARN messager, ce dernier étant spécifique.

En utilisant une enzyme ARN-polymérase, extraite d'une Bactérie, on a pu fabriquer une chaîne simple d'ARN constituée par un seul nucléotide à uracile (base qui se trouve dans l'ARN et non dans l'ADN). En ajoutant aux ribosomes obtenus comme ci-dessus ce polyuracile, ceux-ci se mettent à fabriquer un polypeptide à un seul acide aminé, la phénylalanine ; même si on ajoute de nombreuses espèces d'acides aminés, seule la phénylalanine est incorporable aux liaisons peptidiques. C'est donc bien l'information de l'ARN messager qui impose l'incorporation de tel ou tel acide aminé.

Schéma du mode d'expression des gènes

On peut donc dès maintenant récapituler les acquisitions des recherches récentes sur le mécanisme de traduction du génotype en phénotype (voir chap. 11, fig. 7, p. 194).

1° **Une information.** Le gène, par la séquence des bases de l'ADN, est un code ; il est porteur d'une information.

2° **Une transcription** consiste à copier le gène considéré en ARN messager.

Une enzyme, l'ARN-polymérase, catalyse ce phénomène, l'énergie étant fournie par des nucléotides triphosphorylés (acide adénosine-triphosphorique ou ATP). Seule l'une des hélices de l'ADN est utilisée ; le message de l'autre hélice est peut-être dépourvu de sens. L'ARN messager ne comporte qu'une seule chaîne.

Plusieurs hypothèses ont été proposées, établissant l'**unité de codage,** appelée codon, c'est-à-dire le nombre et la nature des bases nécessaires pour qu'un acide aminé occupe la place qui lui convient ; la solution qui semble le mieux cadrer avec toutes les données expérimentales est celle qui fait intervenir trois bases (un triplet) : par exemple le triplet UUU, d'après l'expérience citée ci-dessus, conduit à la fixation de la phénylalanine.

3° **Une traduction** se fait au niveau du ribosome, sur lequel s'applique la chaîne d'ARN messager (ARN—m). Les ARN de transfert chargés de leurs acides aminés spécifiques sont amenés par le ribosome à proximité du messager ; une sélection s'opère, le ribosome ne conservant que celui des ARN de transfert (ARN—t) qui comporte une séquence complémentaire à celle du codon. Un deuxième ARN—t venant se situer à côté du premier, il s'établit une liaison peptidique entre les deux acides aminés de telle sorte que le premier ARN—t est éliminé, et on a un dipeptide ; le ribosome se déplace le long de l'ARN offrant un nouveau codon sur lequel se fixe un troisième ARN—t avec son amino-acide, et ainsi de suite. La chaîne polypeptidique s'allonge ainsi. Lorsque le ribosome arrive à l'extrémité de l'ARN—m, la chaîne polypeptidique est terminée : libérée, elle prend alors sa structure secondaire et tertiaire : **une protéine est née.**

Jacob et Monod : la régulation génétique

Les 23 paires de chromosomes humains contiennent un nombre prodigieux d'informations ; mais au cours du développement les cellules vont se différencier et acquérir des fonctions très diverses, et pourtant toutes contiennent le même patrimoine héréditaire. Il faut encore comprendre comment, avec la même somme d'informations, une cellule hépatique, par exemple, peut avoir une activité métabolique différente d'une cellule nerveuse. Il existe nécessairement des systèmes qui ne laissent s'exprimer que les possibilités biochimiques nécessaires à la spécialisation de chaque cellule. Chaque cellule responsable d'une enzyme doit pouvoir adapter sa production aux besoins changeants de l'organisme : il doit y avoir là encore un système régulateur de l'activité génétique. Jacob et Monod, en 1960, ont élucidé le mécanisme régulateur dans la synthèse protidique ; nous nous contenterons de citer un seul exemple.

Une Bactérie, **Escherichia Coli,** possède la possibilité de vivre sur un milieu minéral additionné de lactose ; elle est dite lactose+ (Lac+), par opposition à une Bactérie de même espèce, mais d'une autre souche qui ne possède pas cette possibilité, dite lactose— (Lac—), et qui ne peut vivre que sur milieu glucosé. Une Bactérie Lac +, cultivée sur milieu lactosé, sécrète une enzyme, dite enzyme Z, qui hydrolyse le lactose en glucose et galactose ; en milieu minéral glucosé, elle ne sécrète pas cette diastase, qui ne serait pas utile. Le lactose est inducteur de la sécrétion. Mais il est des souches Lac+ qui synthétisent l'enzyme Z même en l'absence de lactose et cette propriété étant héréditaire, on doit donc en déduire l'existence de deux types de gènes :

Z+ pour les souches Lac+ avec son mutant Z— pour les souches Lac—

i+ pour les souches inductibles et i— pour les souches non inductibles

et les 2 sortes de Bactéries Lac+ dont on vient de parler sont donc :

Z+ i+ Z+ i—

et en isolant leurs mutants Z— on aura les types nouveaux

Z— i+ Z— i—

(les mutants Z— ne produisent pas d'enzyme ; on reconnaît cependant les souches i— et i+ parce que l'on peut déceler l'existence d'une pseudo-enzyme, de structure chimique très voisine, mais cependant sans action sur le lactose).

Les expériences de conjugaison et de recombinaison montrent que Z et i sont liés sur le chromosome (v. linkage, chap. 19). Sur le gène Z la mutation change la structure de l'enzyme ; le gène Z est un **gène de structure** tandis que i règle la synthèse de l'enzyme, c'est un **gène de régulation.**

Une souche normale ne synthétise l'enzyme qui hydrolyse le lactose que si elle est cultivée en présence de ce glucide ; elle s'adapte au milieu nutritif, c'est une adaptation par induction.

L'analyse a été poussée plus loin encore par Jacob et Monod et le mécanisme est plus complexe ; en réalité le gène régulateur (gène de contrôle) produit un répresseur ; l'inducteur, ici le lactose, inactive le répresseur. Si le régulateur est inactivé par mutation (i—), il n'y a pas répression et la sécrétion a lieu, même sans inducteur.

Les gènes de structure qui produisent les enzymes catalysant une même suite de réactions, et les gènes de régulation qui en règlent la synthèse sont généralement liés étroitement sur le chromosome ; **ils constituent une unité opérationnelle, appelée opéron** (fig. 12).

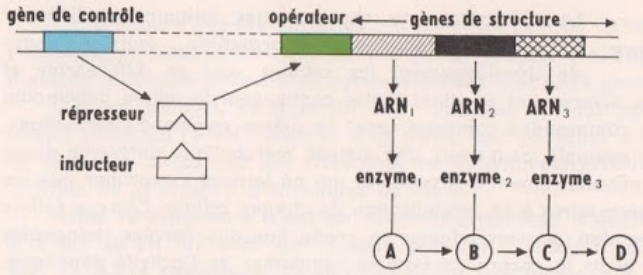


FIG. 12. - *Schéma du fonctionnement d'un opéron. Les gènes de structure assurent la synthèse d'enzymes qui assurent les transformations A, B, C, D. L'activité de ces gènes est commandée par un opérateur, normalement réprimé par un répresseur synthétisé par un gène de contrôle. Si un inducteur (le lactose dans le cas cité) bloque le répresseur, l'opéron agit sur les gènes de structure (il en résulte, dans l'exemple cité, la formation d'une enzyme qui hydrolyse le lactose). La disparition de l'inducteur, en libérant le répresseur, freine la formation d'enzymes.*

« L'étude de l'hérédité est donc devenue pour l'essentiel une affaire de biochimie moléculaire. Nous sommes loin de la basse-cour de Réaumur, des Pois de Mendel, des Mouches de Morgan. » (J. Rostand.) Le gène mendélien a été progressivement démembré; mais on lui conserve finalement son sens puisqu'on réunit ces différentes fractions en une unité opérationnelle, contenant toutes les instructions nécessaires à la fabrication d'une enzyme ou d'une molécule complexe.

CONCLUSION

Nous avons vu que les démarches intellectuelles, comme les techniques de la génétique, relèvent de plusieurs disciplines, et c'est par cette collaboration que les progrès réalisés ces dernières années ont été prodigieusement rapides.

Avec la connaissance de plus en plus précise des mécanismes, on peut entrevoir des possibilités d'intervention, curatives et même préventives, sur les maladies et anomalies héréditaires. S'il a déjà été possible, on l'a vu, d'obtenir à partir d'une espèce de Bactérie des synthèses programmées par un ARN d'une autre espèce, on n'entrevoit pas sans espoir... ni sans inquiétude, les possibilités d'intervention génétique sur l'espèce humaine. « Entre les mains de l'Homme, cette double hélice de l'ADN sera tour à tour riche de promesse ou cause de désespérance. » (A. Tétry.)

II

L'ÉVOLUTION

*Nous savons que les **fossiles** recueillis, par exemple dans une carrière, sont des restes ou des traces d'animaux ou de végétaux disparus (revoir le programme de la classe de 1re D). Nous savons aussi que des restes d'animaux marins se trouvent actuellement dans des roches situées loin à l'intérieur des continents ; ils sont contemporains de la formation de ces roches. Nous savons, enfin, qu'ils sont différents des êtres vivants actuels, et cela d'autant plus qu'ils sont trouvés dans des terrains plus anciens. Certains d'entre eux sont strictement localisés dans les couches d'une époque donnée : ils en sont le signe distinctif ; ce sont les « fossiles caractéristiques ». D'autres sont liés à des milieux bien déterminés par des conditions définies de température, de profondeur, d'aération, de salinité : tels les récifs de coraux ; ce sont les « fossiles de faciès ».*

*On voit donc que la **paléontologie** peut être abordée (en ce qui nous intéresse ici) de deux manières.*

*Elle peut s'efforcer de reconstituer l'aspect des êtres disparus, leur genre de vie, leur milieu ; elle réanime des paysages et des formes de vie disparus : c'est l'**aspect historique.** Nous nous attacherons pour une part à dresser quelques tableaux se rapportant à des épisodes particulièrement caractéristiques de l'histoire de la Terre.*

*Elle peut aussi montrer comment ces êtres se succèdent les uns aux autres, comment ils peuvent se relier les uns aux autres, reconstituer ainsi une série d'enchaînements et en rechercher les lois : c'est l'**aspect évolutif.** Nous essaierons aussi de faire apparaître les caractères et les modalités de cette évolution.*

FIG. 1. - *Le cañon du Colorado (É.-U.).* CL. X

L'APPARITION DE LA VIE

Au sud des Montagnes Rocheuses (région ouest des États-Unis d'Amérique), le rio Colorado a creusé une extraordinaire entaille de 1 400 mètres de profondeur : c'est le Grand Cañon. Les parois sont une série de gradins multicolores, hauts de 100 à 300 mètres, où la maigre végétation laisse voir les strates, très faiblement inclinées, succession de roches sédimentaires diverses qui déroule de haut en bas toute l'épaisse série des terrains de l'époque primaire ; leur énorme épaisseur révèle l'immense durée de cette période (se reporter au tableau page 363). Les plus anciens de ces terrains, à la base de la série, présentent des fossiles : c'est une flore et, surtout, une faune déjà très diversifiées où sont représentés, par exemple, tous les grands groupes d'Invertébrés.

Mais tout au fond de la gorge, dans un défilé étroit et profond, apparaissent d'autres roches, plus anciennes encore (fig. 2) ; elles sont inclinées par rapport aux précédentes. Il s'agit des couches les plus anciennes connues ; l'inclinaison a permis de les étudier, en remontant le cours du fleuve, sur une épaisseur de près de 3 000 mètres. La détermination de leur âge, par la méthode de la radiochronologie, leur donne de — 500 à — 3 500 millions d'années !

Exemple de méthode radiochronologique : l'uranium 238 a une « vie » moyenne de 4 550 millions d'années. Parmi les produits de sa désintégration il y a du plomb 206 Pb ; l'uranium 235 aboutit à 207 Pb. Si à une certaine époque un minéral uranifère a cristallisé sans contenir de plomb, le rapport actuel uranium-plomb permettra de déterminer l'âge de cette formation. Mais le minéral a pu contenir initialement du plomb ; on peut le vérifier en déterminant la composition isotopique du plomb, ce qui permet de calculer la proportion de plomb ordinaire et de ceux qui proviennent de l'uranium (le plomb ordinaire est 204 Pb). On dispose de plusieurs méthodes utilisables selon la composition de la roche, ce qui permet des vérifications.

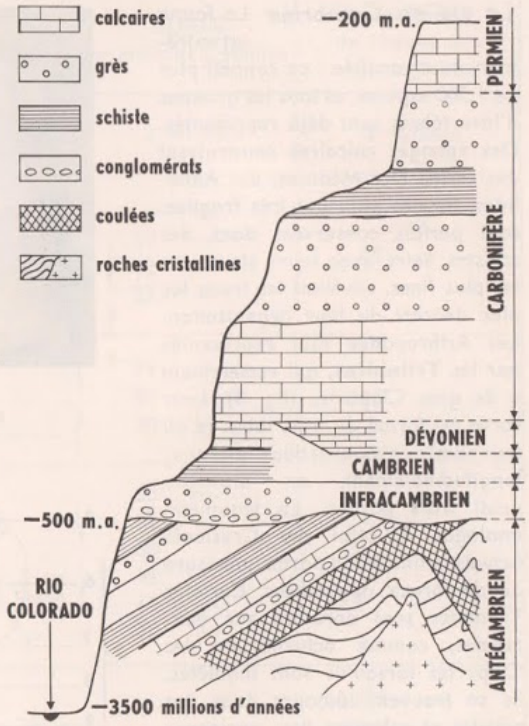


FIG. 2. - *Grand cañon du Colorado, esquisse structurale.*

De tels terrains, les plus anciens connus, se trouvent aussi au nord de l'Écosse et en Scandinavie ; parmi eux, on reconnaît des sédiments qui résultent du jeu normal de l'érosion et du transport, comme on peut en observer de nos jours. La disposition de ces roches montre une longue histoire marquée par la formation et la destruction de chaînes de montagnes, l'invasion et le retrait de la mer. Dans ces temps fabuleusement lointains il y avait, comme aujourd'hui, des continents et des mers, des chaînes de montagnes couvertes de glaciers, des volcans et des plaines. ***Y avait-il des êtres vivants ?***

Ce problème se pose sous un double aspect ; celui de la paléontologie d'abord : il s'agit de rechercher les plus anciens restes d'êtres vivants et de les interpréter ; celui de la biologie ensuite : il faut reconnaître les conditions nécessaires au passage de la matière minérale à la matière vivante. Nous examinerons successivement ces deux problèmes.

A - LES DOCUMENTS PALÉONTOLOGIQUES

Nous examinerons d'abord ceux des plus anciens « sédiments fossilifères », à la base des terrains déposés au début de l'ère primaire (au Cambrien), puis nous verrons si les terrains antérieurs ne nous montrent pas des traces d'une vie plus ancienne encore.

La vie au Cambrien La faune est extrêmement diversifiée : on connaît plus de 1 500 espèces, et tous les groupes d'Invertébrés sont déjà représentés. Des éponges calcaires construisent des récifs. Des Méduses, des Annélides, formes pourtant très fragiles, sont parfois conservées dans des schistes noirs avec leurs structures les plus fines, révélant les traits les plus délicats de leur organisation. Les Arthropodes sont représentés par les **Trilobites,** qui ressemblent à de gros Cloportes (fig. 3). Leur corps est formé de trois lobes (d'où leur nom) : un axial et deux latéraux; longitudinalement, on distingue aussi trois parties. Le tégument, analogue à celui des Crustacés actuels, montre à la partie inférieure de nombreux appendices. Certains Trilobites sont enroulés sur eux-mêmes, comme actuellement les Cloportes lorsqu'ils sont inquiétés. Ils se trouvent toujours dans des schistes et calcaires fins, anciennes vases marines déposées loin du littoral. L'absence d'appendices masticateurs montre que leur régime était à base d'animaux microscopiques de la vase ou du plancton. L'absence d'yeux chez certaines espèces semble être en rapport avec leur vie fouisseuse sur le fond de la mer. Les empreintes sont si nombreuses dans certains schistes, qu'on a pu retrouver leurs larves à tous les degrés d'évolution et suivre ainsi leur développement. On voit comment ces fossiles sont intéressants pour la reconstitution des paysages marins de cette époque. Leur évolution rapide et diversifiée permet au géologue de les utiliser pour la chronologie du Cambrien et du Silurien ; ils diminuent très rapidement après cette époque pour disparaître à la fin du Primaire.

Cl. R.-H. Noailles

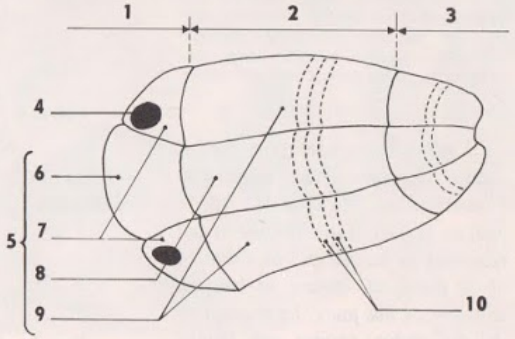


FIG. 3. - *Trilobite du genre Calymene, face dorsale.* 1. *Céphalothorax.* 2. *Abdomen.* 3. *Pygidium.* 4. *Œil.* 5. *Lobes au nombre de trois.* 6. *Glabelle.* 7. *Joues.* 8. *Rachis.* 9. *Plèvres.* 10. *Anneaux.*

Si nous nous représentons en imagination les rivages marins de ces antiques océans, nous verrions, sur le sable ou la vase, entre les roches ou sous les galets, courir, ramper, se dissimuler des êtres vivants, dans les mêmes conditions que sur nos rivages actuels ; seuls nous dépayseraient l'absence d'Oiseaux dans les airs et le silence total des continents déserts.

Nous sommes loin, déjà, de l'origine de la vie.

ÈRES GÉOLOGIQUES	PÉRIODES	DURÉE en millions d'années	DURÉE de chaque ère géologique
Quaternaire	Holocène Pleistocène	2 millions	2 millions
Tertiaire	Pliocène Miocène Oligocène Éocène	6 — 19 — 12 — 27 —	64 —
Secondaire	Crétacé Jurassique Trias	71 — 59 — 30 —	160 —
Primaire	Permien Carbonifère Dévonien Gothlandien (Silurien) Ordovicien (Silurien) Cambrien	55 — 65 — 50 — 45 — 60 — 70 —	345 —
Précambrien			3 500 —
	Age probable de la Terre		4 500 —

Durée des ères géologiques et de leurs subdivisions

Les durées indiquées ci-dessous ont été calculées par les méthodes modernes de la radiochronologie. Primaire, Secondaire, Tertiaire et Quaternaire représentent, en tout, 570 millions d'années, c'est-à-dire le huitième seulement de l'âge de la Terre. L'Homme est apparu il y a moins de 2 millions d'années.

Sur un ruban de 4 500 mètres représentant l'âge de la Terre, l'ère quaternaire n'occuperait qu'un mètre, et les 20 siècles de notre calendrier, moins de 2 millimètres.

Le Précambrien Mais avant le Cambrien les documents font terriblement défaut. Pour les apprécier à leur juste valeur, il convient de rappeler les obstacles rencontrés au cours d'une telle recherche.

1° **Les difficultés.** D'abord les terrains les plus anciens, recouverts par tous les sédiments ultérieurs (voir introduction et fig. 2) ne sont mis à jour que dans quelques localités,

et l'on ne connaît qu'une infime partie des sédiments antécambriens. Sous l'effet d'infiltrations montées du magma en fusion (montées granitiques par exemple), et sous la pression des couches plus récentes, ces couches anciennes, très profondes, ont été modifiées, écrasées, cristallisées souvent ; par ce **« métamorphisme »,** la Terre a « détruit toutes les premières pages de son histoire », et cette perte est définitive. Cependant, même dans les terrains non touchés par le métamorphisme, les documents sont rares. Peut-être est-ce parce qu'à cette époque les êtres vivants étaient sans téguments protecteurs, ni coquille. Cependant, comme il a été indiqué plus haut, il arrive que des êtres formés uniquement de tissus mous soient parfaitement conservés. En considérant cette rareté, et parce qu'on s'attend à trouver les premiers êtres vivants sous une forme très simple, on comprend que l'on se soit arrêté à toute structure plus ou moins organisée pour l'interpréter comme vestige, ou comme trace de l'activité d'êtres vivants.

2° **La flore.** Une flore bactérienne a d'abord été mise en évidence par les produits de son activité : des oolithes ferrugineuses précambriennes sont identiques à celles qui se forment, dans les mers actuelles, par précipitation sous l'action de Bactéries ; on a reconnu leur présence en France dans certains terrains précambriens du Calvados. On a trouvé des traces d'hydrocarbures : on sait que cette formation est très généralement considérée comme due à des fermentations bactériennes. Enfin, des formations charbonneuses sont d'origine végétale certaine, l'analyse isotopique du carbone ayant levé les doutes qui pouvaient exister à ce sujet. (On connaît cinq carbones : C^{10} C^{11} C^{14} instables, C^{12} et C^{13} stables ; leur rapport permet de préciser l'origine de la matière carbonée.) Mais on ne connaît rien des formes végétales qui les ont produites (voir fig. 4 Corycium enigmaticum ; âge probable : 1 milliard et demi d'années).

On connaît aussi, dans beaucoup de terrains précambriens, des dépôts à structure concentrique (Stromatolithe, fig. 5) : formes plus ou moins sphériques ou coniques, se décomposant en couches successives reliées par des cloisons. Pour les uns ce sont des produits de l'activité d'Algues bleues (ou Cyanophycées) ; pour d'autres ce sont des thalles, c'est-à-dire le corps même de ces Algues.

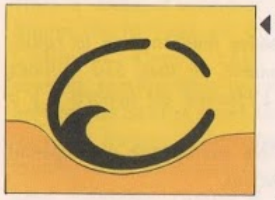


FIG. 4. - *Corycium enigmaticum vu en coupe, dans sa gangue.*

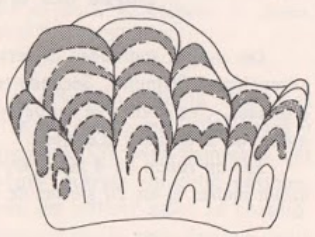


FIG. 5. - *Surface polie d'un calcaire à structure rubanée (Stromatolithe).*

3° **La faune.** Il existe également plusieurs témoignages de la vie animale. Ce sont d'abord, à côté de beaucoup de documents contestables, des restes identifiables : réseaux de spicules caractéristiques des plaques d'Échinodermes par exemple. On a décrit aussi, sous plusieurs noms, dans des formations à vaste répartition géographique, des traces se présentant comme des rameaux striés, disposés autour d'un axe, avec un disque à une

extrémité. Certains paléontologistes avaient classé ces formes au voisinage des Méduses ; on en fait maintenant un ordre spécial. Cette faune marque déjà l'approche de la période cambrienne avec un des fossiles les plus incontestables, une *Lingullella*, Brachiopode à test (coquille) chitineux, très proche des Lingules du Cambrien : on retrouve dans certaines mers actuelles des représentants à peu près identiques à cet ancêtre qui vivait il y a plus d'un milliard d'années.

Il existe aussi des preuves indirectes du développement de la vie animale au Précambrien. Certaines roches de cette époque renferment du phosphate de calcium. Or l'acide phosphorique résulte de l'activité des organismes. La décomposition des cadavres libère de l'ammoniaque qui sature l'acide phosphorique ; le phosphate d'ammonium arrive au contact du carbonate de calcium qui lui aussi provient de la vie ; ainsi se forment des concrétions de phosphate de calcium. Leur présence est peut-être la seule trace que nous aurons de beaucoup d'êtres antécambriens.

Le recensement de la vie antécambrienne est donc bien fragmentaire pour une période vraisemblablement plus longue que tous les autres temps géologiques réunis ! Un seul point semble acquis : **les êtres vivants primitifs étaient des êtres simples.** Un point encore est vraisemblable ; **ils devaient être des Bactéries et des Végétaux,** puisque c'est chez les Bactéries et dans le règne végétal (Algues bleues) que l'on trouve les structures cellulaires incomplètes ou rudimentaires. D'autre part, seuls les végétaux chlorophylliens et certaines Bactéries sont autotrophes (capables de fabriquer de la matière organique à partir de la matière minérale, voir cours de 1re). Mais la paléontologie nous laisse réduits aux conjectures ; elle ne connaît une espèce que lorsque son extension est grande, son histoire déjà avancée (elle ne pourra, par exemple, jamais affirmer que telle Algue bleue est le premier des êtres vivants).

La faune cambrienne implique cependant par sa richesse et sa diversité, l'existence avant elle d'un monde déjà fort complexe et varié.

B - LES HYPOTHÈSES BIOLOGIQUES

Considérons l'époque actuelle. D'une part les travaux de Pasteur ont montré avec rigueur que la vie n'apparaît pas spontanément dans un milieu parfaitement stérilisé, où ne subsiste par conséquent aucune vie (voir manuel de 3e), d'autre part les recherches expérimentales n'ont pas réussi, jusqu'ici, à transformer une substance inerte en substance vivante. On ne peut donc formuler que des hypothèses. Nous ne ferons ici que présenter les problèmes et les solutions proposées par les théories classiques de Dauvillier (France), Haldane (Angleterre), Oparine (U. R. S. S.), éclairées par les études récentes sur les gènes, les Virus et les recherches spatiales.

Les conditions géologiques Si on admet que la vie n'est pas venue d'une autre planète (ce que nous connaissons des espaces interstellaires et des conditions d'arrivée sur Terre nous montre que nulle matière vivante ne résisterait à ce voyage), il faut admettre qu'elle est née lorsque les conditions propices ont été réalisées. Au moment de la formation de la Terre, les matériaux qui la constituaient étaient portés à une température très élevée ; les conditions de **température**

et d'**humidité** compatibles avec la vie ont pu être réalisées il y a environ deux milliards d'années. Ce que nous connaissons des autres planètes nous permet de savoir ce que pouvait être la **composition chimique** de l'atmosphère primitive (H_2O, H_2, NH_3, CO_2, CH_4) et des océans encore tièdes (riches en sels minéraux). L'oxygène atmosphérique étant dû à la fonction chlorophyllienne (voir classe de 1re), n'existait pas encore avant l'apparition de la vie ; il n'y avait donc pas la couche d'ozone qui actuellement intercepte la plus grande partie des **radiations énergétiques** ultraviolettes de la lumière solaire. Les éléments transuraniens devaient exister, alors, dans la nature et ajouter encore à la radio-activité.

Les données biologiques Rappelons les caractères fondamentaux des êtres vivants. La matière organique est formée de **molécules complexes,** fondamentalement de molécules de protéines (C, H, O, N) auxquelles sont liés des éléments moins importants en masse (oligo-éléments), mais essentiels (Mg pour la photosynthèse ; P pour les transferts d'énergie). Une caractéristique importante de la vie, c'est la formation de **molécules dissymétriques** (par exemple, il existe un acide tartrique droit et un acide tartrique gauche ; si on fabrique un acide tartrique de synthèse, on obtient en quantités égales l'acide droit et l'acide gauche ; la Levure de bière n'utilise que l'acide gauche). Enfin, la formation de telles molécules exige un très **important apport d'énergie.** De telles substances n'existent pas en dehors des êtres vivants et de leurs productions.

Cette matière organique est organisée en une **masse isolée du milieu extérieur :** une cellule, un organisme, un individu, caractérisé par sa cohésion interne et son autonomie vis-à-vis du milieu extérieur, qui lui permettent de se maintenir malgré les variations de celui-ci.

Elle est capable de prélever des substances chimiques dans le milieu et de se les incorporer (c'est le phénomène de l'**assimilation**), elle peut ainsi augmenter sa masse : le phénomène de **croissance** est encore une caractéristique de la vie. Ces phénomènes nécessitent de continuels transferts d'énergie et font intervenir des substances particulièrement actives : les **enzymes.**

Enfin, l'être vivant peut se reproduire semblable à lui-même : il est doué de **continuité génétique.**

Tout cela est fort complexe, mais les découvertes récentes et les études actuelles sur les mécanismes essentiels de la vie cellulaire donnent à ces recherches plus d'unité. En effet, si nous nous rappelons ce qui a été vu précédemment sur les molécules d'acides nucléiques, capables de se reproduire identiques à elles-mêmes (Virus, ch. 16 ; gènes, ch. 21) sur la synthèse des protéines, nous voyons que le problème peut dans une importante mesure se ramener à la **synthèse de molécules autoreproductibles et capables de contenir une « information » suffisante.** On a vu aussi que l'œuf contient toute l'information nécessaire à la formation de l'individu nouveau : tout le travail de croissance et d'organisation de l'individu s'opère sans aide extérieure qui ne fait qu'apporter les matériaux nutritifs : ce sont les acides nucléiques qui assurent la mise en réserve, la conservation et la reproduction de toutes les potentialités héréditaires.

Mais la vie de la cellule, qu'il s'agisse de son activité métabolique ou de sa multiplication, met en jeu des transferts constants d'information nécessitant des transferts d'énergie. L'étude des mécanismes intimes du métabolisme montre l'intervention de composés phosphorés riches en énergie, dont la structure est sur le même modèle que celui des acides

nucléiques du code génétique. Enfin, l'étude du mécanisme de départ de la photosynthèse (photolyse de l'eau) lie l'apport énergétique initial à l'excitation d'électrons provoquée par des photons solaires.

On voit donc que le problème de l'origine de la vie peut se ramener, au départ, à la synthèse de telles molécules autoreproductibles, capables de porter un nombre considérable d'informations, ou porteuses d'énergie, énergie captée initialement à la lumière solaire.

Les hypothèses Nous nous bornerons ici à évoquer, en les schématisant et en les rapprochant, les hypothèses qui interprètent les faits que l'on vient d'indiquer, et les études expérimentales qu'elles ont suggérées.

A partir des composés carbonés présents dans l'atmosphère (voir ci-dessus : conditions géologiques), on peut concevoir que des synthèses de composés organiques soient possibles sous l'action des radiations ultraviolettes de la lumière solaire dont l'apport énergétique n'est pas intercepté par la couche d'ozone. On a pu expérimentalement (Miller, 1950) synthétiser des substances organiques : sous l'action de décharges électriques dans un mélange gazeux contenant CH_4, H_2, NH_3, H_2O, on a pu obtenir des acides aminés ; à partir de $(NH_4)^2 CO_3$, par irradiation aux rayons γ, la synthèse d'acides aminés a été également obtenue. Partant de là, les réactions qui aboutissent à la grande variété des corps organiques sont d'un type relativement simple : condensations par allongement des chaînes glucidiques, polymérisations, transports de groupes PO_4, NH_2, etc.).

Le caractère dissymétrique peut s'expliquer par une autre propriété du rayonnement solaire : après l'aspect énergétique, l'aspect ondulatoire ; si la lumière est polarisée en traversant un cristal biréfringent, elle peut engendrer des composés asymétriques. Certains auteurs pensent aux cristaux de quartz, asymétriques, abondants dans les argiles des lagunes.

Ainsi se formeraient des masses de « matière organique » gélatineuse ; il faut maintenant à cette matière une organisation ; cela viendrait de son caractère colloïdal ; une propriété de l'état colloïdal est la possibilité, dans certaines conditions, de se répartir en gouttelettes complexes (coacervats) dont la structure peut varier en fonction de l'influence de facteurs externes ou internes, et qui sont capables d'absorber électivement certaines substances du milieu extérieur et de se les incorporer ; de nombreuses expériences d'Oparine et de ses collaborateurs ont permis de définir ces propriétés. D'autres auteurs ont insisté sur les propriétés des molécules organiques, arrivées à un certain degré de complexité, de s'orienter au contact d'un milieu aqueux : un pôle hydrophobe étant tourné vers le milieu extérieur et un pôle hydrophile vers le milieu interne. Ainsi se forme une membrane aux propriétés bien particulières, isolant une masse spécialisée qui évoque un organisme élémentaire.

On voit ainsi apparaître certains des caractères biologiques qui ont été indiqués plus haut. Mais ces masses isolées, organisées, individualisées, ne peuvent être considérées comme êtres vivants que lors de l'apparition des molécules à structure d'acides nucléiques, capables d'autoreproduction, et d'une complexité suffisante pour stocker un nombre considérable d'informations. Il y a là des ponts à franchir, qui ont dû correspondre à de grandes crises dans l'évolution de la vie. Les données expérimentales donnent déjà quelques indications sur ces possibles transformations. Les chercheurs qui se sont engagés dans la voie ouverte par Miller ont pu montrer au cours de ces dernières années, la présence

constante dans les premiers composés formés à partir du « mélange gazeux primitif », sous l'action de décharges électriques et de radiations ultraviolettes, de l'acide cyanhydrique et de l'ammoniaque; et à partir de ces deux corps, dans les mêmes conditions, on a obtenu adénine, guanine, pentoses, c'est-à-dire les éléments des molécules d'acides nucléiques et des molécules transporteuses d'énergie.

De plus, on a pu reconstituer un Virus actif à partir de ses deux éléments préalablement séparés : l'acide nucléique et la protéine qui l'enveloppe ; or il manque aux Virus la possibilité de capter et transformer l'énergie par eux-mêmes, puisqu'ils ne peuvent vivre qu'en parasites à l'intérieur de cellules vivantes. Cette expérience ne nous apporte, d'ailleurs, aucun renseignement sur l'origine des acides nucléiques et des protéines, puisqu'on part de molécules synthétisées par un être vivant.

On voit que les recherches sur ce sujet dépendent de la collaboration de plusieurs types de spécialistes. Les données géologiques, les recherches astronomiques et spatiales permettent de connaître les conditions dans lesquelles se trouvait notre planète il y a plusieurs milliards d'années ; les études biologiques sur les phénomènes les plus essentiels de la vie, notamment sur les gènes et la transmission de l'information génétique, sur les Virus, sur les transferts énergétiques, permettent d'analyser les caractères fondamentaux de la matière vivante, et de réaliser expérimentalement les conditions rendant possibles la reproduction artificielle tout au moins de certains mécanismes vitaux.

CONCLUSION

Les hypothèses sur l'origine de la vie nous la représentent prenant naissance dans les océans primitifs. Nous ne savons rien de certain sur cette origine. En effet, dans la nature actuelle, la génération spontanée n'a jamais été mise en évidence. D'autre part, les êtres vivants les plus simples (Virus, Bactéries) possèdent déjà les molécules les plus compliquées propres à la vie : acides nucléiques, protéines ; il n'y a donc aucune transition entre le monde minéral et le monde vivant.

L'étude de la faune cambrienne nous a montré la vie déjà complexe et variée dans les mers, s'opposant au vide biologique des continents déserts. Il nous faut maintenant essayer de voir comment, vers le milieu de l'époque primaire (au Dévonien en particulier), les êtres vivants ont pu étendre leur domaine à la surface des continents.

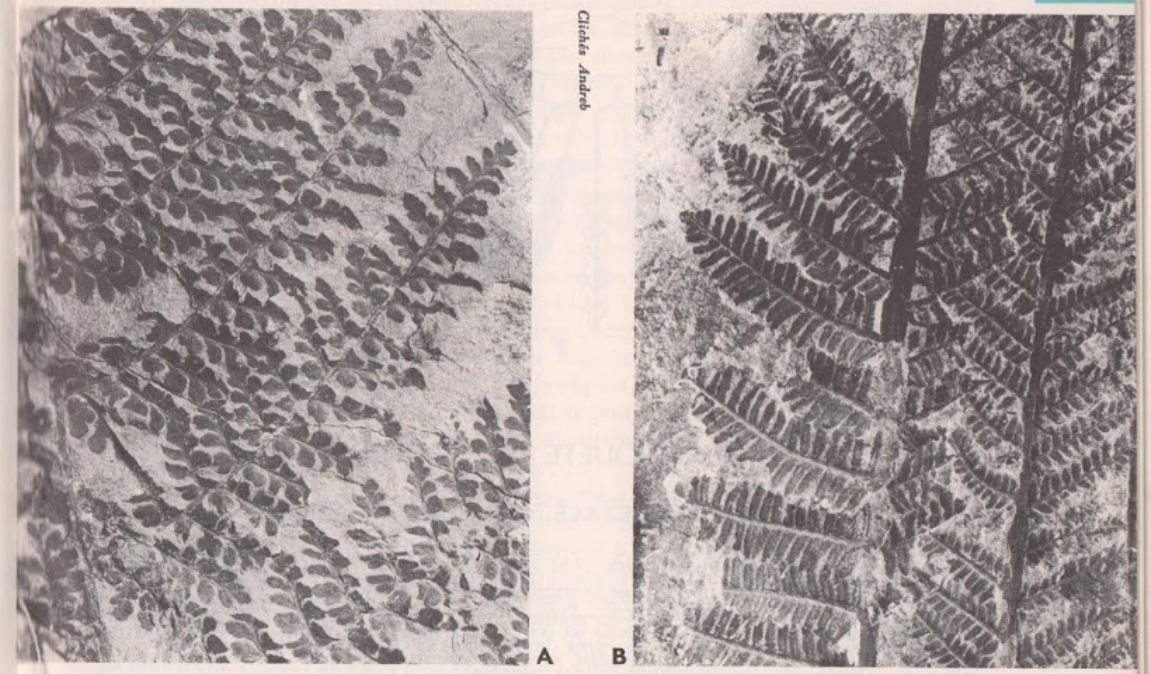
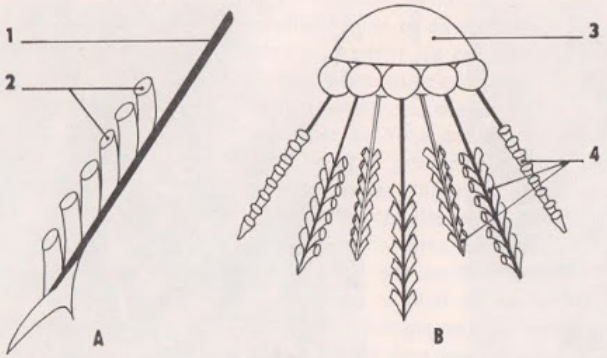


Fig. 1. - *Fougères de la flore houillère.*
A. *Sphenopteris.* B. *Pecopteris (voir le texte).*

LA CONQUÊTE DU MILIEU AÉRIEN

Notre étude précédente était limitée au monde vivant du Cambrien ; la période silurienne qui a suivi marque la fin de la première partie des temps primaires. L'événement important de cette époque, c'est le plissement calédonien qui, par les montagnes qu'il fait émerger, soudant les vieux socles cambriens, forme dans notre hémisphère l'immense continent nord-atlantique. La faune, très riche, continue celle du Cambrien, marquant notamment l'apogée des Trilobites ; des récifs coralliens remplacent les récifs à Spongiaires. Des organismes marins coloniaux, caractéristiques de cette époque, les Graptolithes, s'étendent dans toutes les mers : chaque individu vit dans une loge (fig. 2) ; les loges s'alignent le long d'un axe. Souvent plusieurs axes sont fixés ensemble sous un flotteur. Mais ce qui est d'une importance considérable, c'est l'apparition



sur les rivages sud du continent nord-atlantique des premiers Arthropodes à respiration trachéenne, des premiers Poissons à respiration amphibie, des premiers Batraciens ; nous allons étudier leur développement à la période dévonienne, la plus importante dans la conquête du continent.

FIG. 2. - *Graptolithes. A. Colonie isolée. B. Colonies groupées. 1. Axe de soutien. 2. Loges. 3. Flotteur. 4. Colonies.*

I. LA CONQUÊTE DU CONTINENT

A - LA VIE VÉGÉTALE : LES PSILOPHYTALES

La destruction de la chaîne calédonienne sous l'action de l'érosion a entraîné le dépôt, en Écosse et en Scandinavie, d'épaisses formations de grès aux couleurs vives : les « Vieux Grès Rouges » ; l'épaisseur de cette formation atteint parfois 6 000 mètres. Le mode de stratification et la structure de ces terrains, leur teinte, l'existence de fentes de retrait, de croûtes désertiques, des intercalations salines, montrent qu'il s'agit de régions aux frontières incertaines entre continent et mer, avec de nombreuses lagunes et un climat le plus souvent désertique.

Ces roches fournissent des restes abondants d'une antique flore terrestre : les **Psilophytales.** Examinons les caractères de ces végétaux (fig. 3). Dépourvus de racines, ils présentent un rhizome (tige souterraine rampante) tubérisé au-dessus duquel se dressent les tiges à ramification dichotomique ; ce type de ramification est un caractère archaïque. L'extrémité des tiges se dilate en sporange contenant des spores groupées par quatre (tétraspores). Il s'agit donc de Cryptogames.

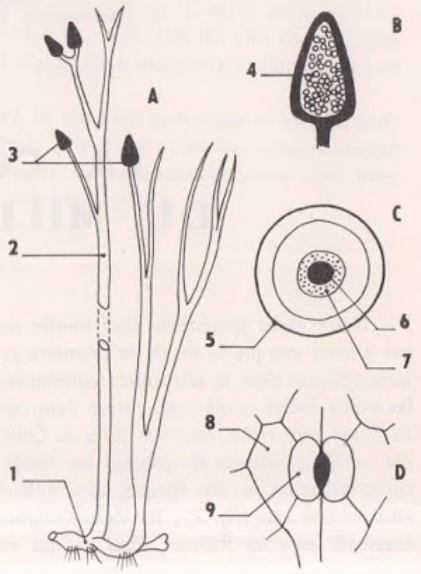


FIG. 3. - *Rhynia, Psilophytale dépourvue de feuilles (Dévonien d'Écosse). Plante entière × 1/2 env. (A) et structure d'un sporange (B), de la tige (C), d'un stomate (D). 1. Rhizome. 2. Tige. 3. Sporanges. 4. Spores. 5. Épiderme. 6. Vaisseaux du bois. 7. Vaisseaux du liber. 8. Cellule épidermique. 9. Cellule stomatique.*

La conservation par silicification est si précise, que la structure anatomique a pu être étudiée au microscope (fig. 3). **La présence de stomates montre que ces plantes n'étaient pas complètement immergées** (les stomates, ouvertures mettant en communication lacunes internes et atmosphère, n'existent que dans les organes aériens). L'existence de tissus de soutien nous apprend que les tiges étaient dressées ; on a du reste trouvé ces plantes en place, en touffes verticales. La cuticule épidermique évite une trop grande transpiration. La présence de **vaisseaux conducteurs** est nécessaire chez des végétaux qui ne peuvent plus absorber par toute leur surface comme dans le milieu aquatique.

Chez les plus évoluées des Psilophytales, où l'appareil vasculaire est complexe (*Asteroxylon*, fig. 13), il y a même des **feuilles,** ce qui constitue une adaptation plus complète au milieu terrestre : la partie souterraine absorbe, les tiges n'ont plus que le rôle de soutien et de conduction de la sève ; les feuilles offrent la plus grande surface de contact avec l'atmosphère et avec la lumière. Quand un corps s'accroît sans changer de forme, le volume croît comme le cube des dimensions linéaires, mais la surface comme le carré ; le rapport de la surface au volume va en décroissant : si le végétal est formé d'axes cylindriques, comme Rhynia, la région capable de photosynthèse est de plus en plus réduite, relativement, quand la plante grandit ; la production de feuilles, au contraire, permet d'augmenter la surface indépendamment de la masse.

Peut-être cette flore des Vieux Grès Rouges, associée à de nombreux micro-organismes (Bactéries et Champignons), est-elle un cas très particulier d'adaptation à des tourbières en milieu riche en silice, et le paysage du continent à Rhynia (fig. 13) n'est-il qu'un aspect très partiel des paysages dévoniens ? Mais cependant ces plantes, à appareil végétatif peu différencié et à aspect d'Algues, mais déjà vasculaires, nous montrent comment **la végétation primitive aquatique a pu faire la conquête du milieu continental par l'acquisition d'un ensemble de caractères adaptatifs.**

B - LA VIE ANIMALE : POISSONS ET AMPHIBIENS

La faune est extrêmement nombreuse et variée ; mais dans le cadre de cette étude, nous nous attacherons uniquement à voir comment se pose le problème de la conquête du continent par les Vertébrés.

L'origine des Vertébrés Les Poissons sont les premiers Vertébrés connus. C'est au Dévonien qu'ils présentent le maximum de formes structurales. Ils ont été précédés, tout à fait au début, par une forme proche des Vertébrés, bien que sans véritable squelette : le **Jamoytius** (fig. 4). Le corps du Jamoytius était soutenu par un axe, la corde dorsale ; c'est autour de cet appareil axial de soutien que se forment, chez les Vertébrés inférieurs et les embryons des Vertébrés supérieurs, les vertèbres.

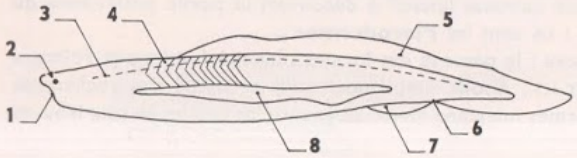


FIG. 4. - *Jamoytius reconstitué (Silurien-Dévonien). 1. Bouche sans mâchoire inférieure. 2. Œil. 3. Corde. 4. Muscles en chevrons. 5. Nageoire dorsale. 6. Anus. 7. Nageoire anale. 8. Nageoire latérale.*

Sur cet axe repose le système nerveux ; la présence d'un système nerveux dorsal est un caractère des Vertébrés, par opposition au système nerveux ventral des Invertébrés. La présence d'yeux bien développés permet de penser que la région antérieure de l'axe nerveux était déjà spécialisée, sans être encore un véritable cerveau.

Il est intéressant de noter la présence du Jamoytius, car sa découverte, en 1946, a apporté un élément attendu pour la solution du problème de l'origine des Vertébrés.

Nous ne pouvons qu'évoquer rapidement cette question. Les études d'anatomie comparée conduisent à considérer comme un « protovertébré » (non pas au sens d'antérieur, d'ancêtre, mais d'ébauche structurale, de prototype), un petit animal de quelques centimètres de long, vivant dans le sable de nos côtes : **l'Amphioxus** (fig. 5). Son corps est soutenu par une corde dorsale ; il est pourvu d'un système nerveux dorsal, cordon renflé en avant en une vésicule cérébrale ; l'Amphioxus ne possède qu'une unique nageoire impaire (pas de membres pairs). Or la masse abondante des documents paléontologiques donnait comme premiers Vertébrés connus, au Dévonien, des Poissons recouverts d'une épaisse cuirasse (voir ci-dessous). On pouvait penser qu'antérieurement au Dévonien, on devait découvrir des formes nues (évidemment peu abondantes, car les chances de fossilisation sont moindres que pour les formes cuirassées) dont l'aspect et la structure générale seraient proches de celles de l'Amphioxus actuel. Et la découverte du Jamoytius dans le Silurien d'Écosse répondit à cette attente : « Le fossile était au rendez-vous du calcul », satisfaisant à toutes les exigences de l'anatomie, de l'embryologie, de la paléontologie. Bien qu'il ne soit pas lui-même l'ancêtre des Vertébrés, il est le descendant peu modifié des types qui sont à l'origine de cet embranchement.

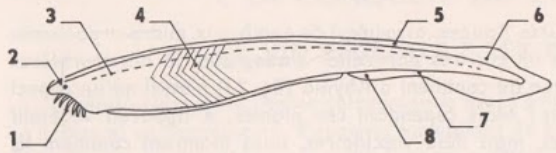


FIG. 5. - *Amphioxus.* 1. *Bouche avec cirres.* 2. *Fossette olfactive.* 3. *Corde.* 4. *Muscles en chevrons.* 5. *Nageoire dorsale.* 6. *Nageoire caudale.* 7. *Anus.* 8. *Nageoire anale.*

Ostracodermes et Placodermes

Les Poissons les plus primitifs, sans mâchoires, formaient le groupe des **Ostracodermes** (fig. 6). Ce groupe est représenté aujourd'hui par les Lamproies, dont on fait une classe distincte de celle des Poissons. Ils étaient revêtus d'une formation squelettique continue donnant à leurs téguments l'aspect d'une coquille (d'où leur nom) ; protégés par leur cuirasse, mais prisonniers dans leur carapace, ils devaient avoir une mobilité très réduite.

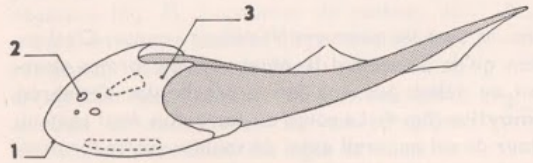
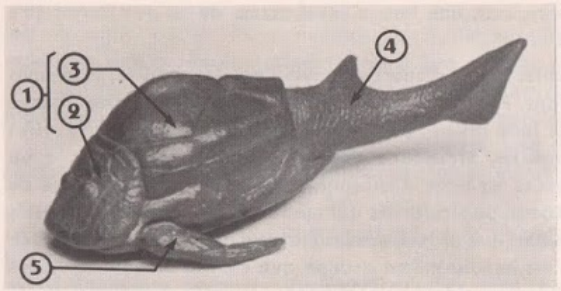


FIG. 6. - *Cephalaspis reconstitué. Ostracoderme du Dévonien (en grisé, régions du corps recouvertes d'écailles).* 1. *Bouche sans mâchoire inférieure.* 2. *Œil.* 3. *Cuirasse céphalique.*

Un autre groupe de Poissons cuirassés vivait aussi dans les eaux douces ; mais ceux-ci étaient pourvus de mâchoires. Leur cuirasse laissait à découvert la partie postérieure du corps, couverte d'écailles (fig. 7) : ce sont les **Placodermes**.

Un problème intéressant se pose : le passage des formes sans mâchoires aux Poissons à mâchoires ; il n'est pas à traiter ici ; disons simplement qu'il a suscité des recherches et provoqué des découvertes de formes intermédiaires : là encore les fossiles se sont trouvés « au rendez-vous du calcul ».



Cl. van Campenhoud

FIG. 7. - *Pterichtys reconstitué (Placoderme du Dévonien).* 1. *Cuirasse.* 2. *Bouclier céphalique.* 3. *Bouclier thoracique.* 4. *Revêtement d'écailles.* 5. *Appendice pectoral articulé.*

Les Crossoptérygiens et les Dipneustes

Ce sont les deux groupes les plus caractéristiques pour le sujet qui nous intéresse.

Les **Dipneustes** (*Ceratodus*, fig. 8) sont encore représentés de nos jours, mais par trois genres seulement répartis respectivement dans des rivières d'Australie, d'Afrique tropicale, d'Amérique du Sud. Ces Poissons peuvent supporter des périodes d'assèchement, enfermés dans la boue, grâce à leur « poumon », diverticule de l'œsophage, à parois richement vascularisées ; les espèces du Dévonien devaient être, de même, aptes à la vie dans les mares temporaires du continent des Vieux Grès Rouges.

FIG. 8. - *Neoceratodus. Dipneuste actuel (en grisé, régions du corps recouvertes d'écailles).*

Les **Crossoptérygiens** offrent le plus grand intérêt ; *Osteolepis* (fig. 9), par exemple, montre des orifices internes, les choanes, faisant communiquer les narines avec la bouche, preuve de la respiration aérienne. Mais les nageoires paires sont certainement ce qu'il y a de plus caractéristique : rétrécies à la base, articulées sur une plaque osseuse interne, elles ont déjà un peu l'aspect extérieur d'un membre de Vertébré terrestre. Leur structure interne est plus intéressante encore à étudier, car **on peut établir des homologies** (fig. 12) **avec les membres des Vertébrés tétrapodes** (Vertébrés terrestres à quatre membres). Alors que ce problème de l'**origine du membre marcheur** des Vertébrés a été longtemps étudié à partir des formes actuelles et des embryons, en l'absence de documents paléontologiques complets, des études récentes, et extrêmement minutieuses, sur les Crossoptérygiens ont permis une interprétation plus précise.

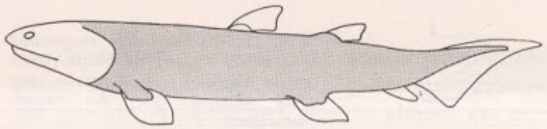


FIG. 9. - *Osteolepis reconstitué. Crossoptérygien Dévonien (en grisé, régions du corps recouvertes d'écailles).*

On a donc, avec les Crossoptérygiens, une image satisfaisante de ce que devait être la souche des Vertébrés terrestres.

Alors qu'on croyait les Crossoptérygiens disparus depuis l'ère secondaire, la découverte récente d'un type vivant dans l'archipel des Comores, le **Cœlacanthe** (genre *Latimeria*), a confirmé et étendu les faits révélés par l'étude des formes fossiles (fig. 10) : **existence d'un appareil pulmonaire, structure des membres ;** de plus on a pu observer le cœur aux cavités disposées en ligne, l'encéphale minuscule, la persistance de la corde dorsale au centre des vertèbres, particularités qui montrent les caractères primitifs de ce genre. Il faut cependant signaler que si le Cœlacanthe peut nous donner une idée des Crossoptérygiens primitifs, il n'est pas du même groupe que ceux d'où sont sortis les Vertébrés terrestres, mais d'un rameau voisin, et cela d'autant plus que ce Poisson a été découvert dans une mer profonde (signification de l'appareil pulmonaire ?) et non pas en bordure d'un continent.

FIG. 10. - *Cœlacanthe, pêché au large des îles Comores.*

Les Stégocéphales Toujours sur le continent des Vieux Grès Rouges apparaît le plus ancien Vertébré tétrapode connu : *Ichthyostega* (fig. 11). Les membres pairs ont tout à fait l'aspect et la structure de ceux de nos Tritons et de nos Salamandres, Amphibiens actuels. La queue portait une nageoire impaire soutenue par des rayons (caractère de Poisson). Le nom du groupe fait allusion au fait que la voûte du crâne est protégée par un toit (stega) d'os dermiques montrant cinq ouvertures : deux narines, deux orbites et un orifice impair correspondant à un « œil pinéal » qui ne se rencontre plus chez aucun Amphibien actuel ; la disposition des os du crâne est identique à celle des Poissons Crossoptérygiens. Un appareil sensoriel, la ligne latérale,

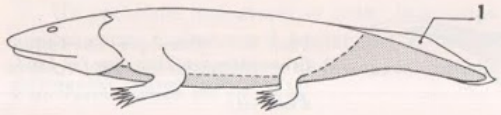


FIG. 11. - *Ichthyostega reconstitué (en grisé, régions du corps recouvertes d'écailles). 1. Nageoire caudale soutenue par des rayons dermiques.*

est le signe de la vie aquatique; c'est un ensemble d'organes sensoriels disposés selon un dessin régulier, susceptibles d'être affectés par les vibrations de l'eau (organe d'équilibre, d'orientation par rapport aux courants, et sans doute aussi d'audition). Le nom du genre fait allusion à ces caractères communs avec les Poissons (Ichthys).

L'Ichthyostega nous apparaît comme une forme intermédiaire entre les Crossoptérygiens et les Amphibiens ; on le classe déjà parmi les Amphibiens.

C - LE PASSAGE A LA VIE AÉRIENNE

L'étude des premiers Vertébrés du Dévonien vient de nous montrer l'origine des Vertébrés terrestres et les conditions de la sortie des eaux.

Quatre problèmes essentiels ont dû être résolus :

Respiration : acquisition d'un appareil respiratoire pulmonaire, qui dans les formes primitives coexiste avec un appareil branchial.

Locomotion : acquisition du membre de tétrapode (fig. 12).

Sensibilité : la modification de l'appareil sensoriel est nécessaire ; les conditions de transmission de la lumière, des sons, les contacts, sont différents ; la coordination des mouvements est en rapport avec une locomotion différente ; des types pourvus d'un appareil respiratoire aérien et de membres tétrapodes conservent cependant un genre de vie aquatique, comme le montre la persistance de la ligne latérale.

Reproduction : l'adaptation à la reproduction hors de l'eau n'est pas encore apparue au Dévonien ; même les Amphibiens actuels sont encore par là liés au milieu aquatique ; nous verrons plus loin que l'œuf des Reptiles permettra cette libération.

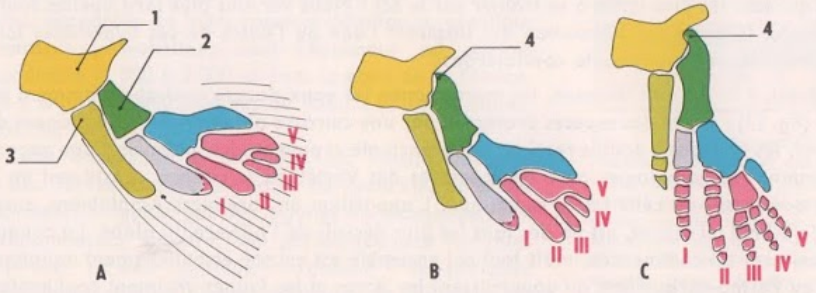


FIG. 12. - *Transformation de la nageoire pectorale d'un Poisson Crossoptérygien* (A) *en un membre de tétrapode* (C) *en admettant le stade intermédiaire hypothétique* (B). *1. Humérus. 2. Cubitus. 3. Radius. 4. Olécrâne. I, II, III, IV, V, doigts.*

Quelles sont les causes de cette migration ? Plusieurs hypothèses peuvent être proposées. Remarquons que cette migration ne s'applique qu'à une partie relativement faible des populations aquatiques, dont la plupart des espèces restent dans les eaux. Est-ce la faim qui pousse les premiers conquérants à rechercher un milieu encore « inexploité » ?

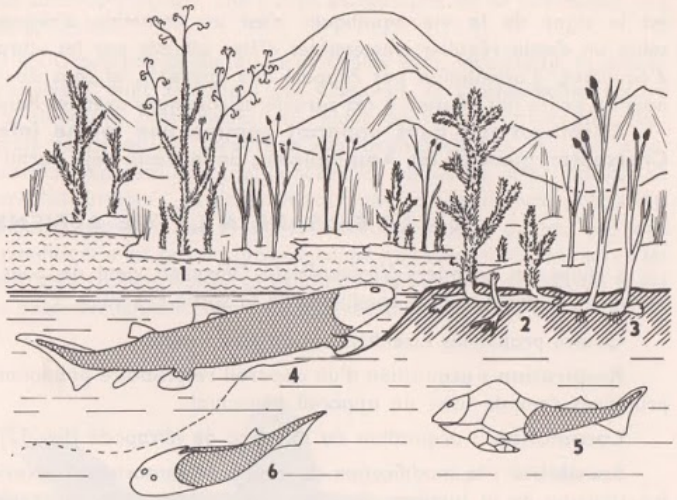


FIG. 13. - *Reconstitution d'un paysage des Vieux Grès Rouges au Dévonien inférieur et moyen.* 1 et 2. *Psilophytales du genre Asteroxylon.* 3. *Psilophytale du genre Rhynia.* 4. *Osteolepis (Crossoptérygien).* 5. *Pterichtys (Placoderme).* 6. *Céphalaspis (Ostracoderme).*

Il y avait là effectivement une place à prendre : des Arthropodes primitifs ont déjà quitté le domaine aquatique et sont des proies possibles. Est-ce la fuite devant des ennemis comme peuvent l'être les Crustacés géants carnivores qui peuplent alors les eaux ? Est-ce l'assèchement périodique du milieu, la diminution de la teneur en oxygène favorisant alors la vascularisation et le développement de l'épithélium pulmonaire ? Ou encore le séjour accidentel à terre, à la recherche d'une nouvelle nappe d'eau favorisant évidemment ceux qui sont les plus aptes à se traîner sur le sol ? Nous verrons plus tard quelles sont les différentes théories sur l'évolution qui inspirent l'une ou l'autre de ces hypothèses toutes bien fragiles, comme nous le constaterons.

Ainsi, à la fin du Dévonien, les mers comme les eaux douces sont abondamment peuplées (fig. 13) ; à côté des espèces protégées par une cuirasse ou un système de plaques dermiques, les Poissons à double respiration, branchiale et pulmonaire, pourvus d'une nageoire présentant des homologies avec les membres des Vertébrés terrestres, constituent un des traits dominants de cette faune aquatique. L'apparition des premiers Amphibiens, souche des Vertébrés terrestres, est un des faits les plus décisifs de l'histoire du globe. La conquête du continent est commencée, mais tout cet ensemble est encore essentiellement aquatique : c'est au Permo-carbonifère qu'apparaissent les flores et les faunes vraiment continentales.

II. L'ÉTABLISSEMENT SUR LE CONTINENT

La chaîne hercynienne surgit lentement aux temps carbonifère et permien, soumise dès sa formation à une intense érosion ; une grande partie de l'Europe émerge alors, et la France est aux trois quarts au-dessus des eaux ; un continent austral occupe la majeure partie de l'hémisphère sud.

Alors qu'au sud les calottes glaciaires occupent de larges espaces, le climat de l'hémisphère nord permet l'exubérante végétation houillère sur les parties humides du continent ; à la fin, au Permien, s'établit un climat désertique. La faune, Insectes, Amphibiens, Reptiles, s'installe sur le continent. C'est cet affermissement de la conquête des terres émergées que nous allons étudier.

A - LA FLORE DE LA FORÊT HOUILLÈRE

C'est certainement l'une des mieux connues du fait de l'exploitation des terrains houillers mettant à jour de nombreux gisements, et à cause des services que cette connaissance rend aux prospections et aux exploitations. On dispose donc d'une grande abondance de documents. Nous l'étudierons de deux points de vue : d'une part la précision des connaissances acquises sur les gisements et sur les espèces nous permettra de suivre la méthode de reconstitution des paysages du Carbonifère (paléogéographie), et d'autre part de retenir des points essentiels de l'évolution du monde végétal (paléontologie).

Les gisements Les « **bassins houillers** » (fig. 14), généralement inclus en synclinaux dans des terrains anciens, se présentent en couches de houille plus ou moins puissantes (de quelques centimètres à quelques mètres, quelques dizaines de mètres parfois) intercalées dans d'autres sédiments d'origine détritique : schistes argileux, grès, conglomérats. L'alternance est régulière : mur, charbon, toit ; les murs sont souvent argileux, à allure confuse, tandis que les toits sont souvent gréseux et bien stratifiés. La succession des couches de houille, encadrées de leurs couches détritiques, constitue le **complexe houiller,** dont l'épaisseur est parfois considérable (1 800 à 2 000 m dans le nord de la France, où il y a jusqu'à 400 couches de houille (d'après Moret, *Paléontologie végétale).*

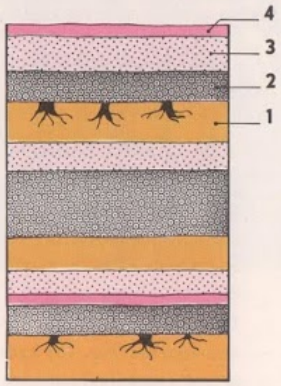


FIG. 14. - *Disposition des couches de houille et des sédiments détritiques.* 1. *Mur en général schisteux, sans stratification, avec débris végétaux, parfois troncs silicifiés.* 2. *Houille.* 3 et 4. *Toit en général gréseux, stratifié, avec fossiles d'eau douce et de lagune* (3) *ou fossiles marins* (4).

Cette disposition montre que ces bassins devaient être des dépressions de la chaîne hercynienne, de faible profondeur, occupées par des lagunes marécageuses, soit à prédominance lacustre, soit périodiquement envahies par la mer. Le mur schisteux correspond à des périodes calmes, tandis que les roches détritiques du toit indiquent une période de ruissellement et d'érosion intenses, consécutive à un affaissement du bassin.

Puis de nouvelles périodes de plissement de la chaîne hercynienne ont provoqué le plissement et la surrection de ces régions.

Ajoutons à cela que, vraisemblablement, d'après de nombreux auteurs, l'atmosphère était plus riche en gaz carbonique qu'actuellement (des masses de carbone ont été immobilisées depuis par la formation même de la houille, puis par les énormes épaisseurs de

terrains calcaires de l'époque secondaire) ; en se reportant à l'étude des échanges chlorophylliens (classe de 1re), on peut penser que l'activité photosynthétique de ces végétaux devait être de ce fait plus intense qu'à l'époque actuelle.

La flore macroscopique Les documents sont de deux sortes :

— des **empreintes** de feuilles et d'écorces surtout, conservées dans les schistes associés aux couches de charbon (fig. 1) ; les empreintes de « Fougères » ont été les documents les mieux conservés et les mieux connus, les plus nombreux ; les paléontologistes, en l'absence d'autres documents, ont établi une classification fondée sur la disposition et la forme des folioles (fig. 23) ;

— des **organes silicifiés ;** ce sont des documents précieux : la précision de la fossilisation permet une étude microscopique, et ainsi l'analyse des structures histologiques.

La plupart de ces végétaux étant des Cryptogames vasculaires, il convient de donner les caractères essentiels de ce groupe : les seules plantes étudiées par notre programme étant les plantes à fleurs ou Phanérogames (dites encore plantes à graines ou Spermaphytes). Les Cryptogames sont, par opposition, les plantes sans fleurs ni graines. Parmi elles, les Cryptogames vasculaires (par exemple les Fougères) sont celles dont la structure montre une différenciation en tissus, notamment en vaisseaux conducteurs de la sève, les vaisseaux ligneux (d'où le nom de végétaux « vasculaires »). La reproduction d'une Cryptogame, le Polypode vulgaire, a été étudiée au chapitre 13.

1° **Les Lycopodiales** forment le groupe le plus important de la flore houillère ; deux genres arborescents, *Lépidodendron* et *Sigillaria*, sont représentés par de nombreuses espèces.

Les **Lépidodendrons** (fig. 27) sont connus par un certain nombre de documents variés :

— des pièces cylindriques, disposées horizontalement, divisées par dichotomie, et portant de nombreuses cicatrices ; ces pièces, trouvées à part, ont reçu un nom particulier : *Stigmaria*. Plus tard, repérées en place, en relation avec la base des troncs, elles ont été reconnues comme l'appareil souterrain des Lépidodendrons, et interprétées généralement comme des rhizomes (tiges souterraines), les cicatrices étant celles de racines ;

— des écorces (fig. 15) ayant l'allure d'une peau écailleuse (d'où le nom Lépidodendron = arbre à écailles) ; ces traces, losangiques, régulières, disposées en hélice, caractéristiques des espèces, sont les cicatrices laissées par la chute des feuilles. L'ensemble de chacun de ces « coussinets foliaires » montre la cicatrice foliaire proprement dite, avec son faisceau vasculaire, et les traces d'organes annexes, une au-dessus et deux au-dessous (fig. 17 A) ;

— des troncs volumineux (jusqu'à 2 mètres de diamètre à la base), ayant jusqu'à 30 mètres de haut, se divisant au sommet plusieurs fois par dichotomie, formant un bouquet de branches en parasol ; la structure du tronc a pu être étudiée, mais elle offre de l'intérêt par comparaison avec la structure des organes des plantes actuelles, ce que nous ne pouvons faire ici ;

— enfin des épis fructifères, d'abord appelés *Lépidostrobus*, formés par un ensemble de feuilles fertiles à la base desquelles sont fixés de gros sporanges (fig. 18) ; il peut y avoir des spores de deux sortes : microspores et macrospores ; les microspores donnent naissance à des prothalles mâles, c'est-à-dire producteurs de spermatozoïdes ; les macrospores, plus grosses, donnent naissance à des prothalles qui porteront les gamètes femelles.

Clichés Andreb

X 1/3 environ

FIG. 15. - *Écorce de Lépidodendron.*

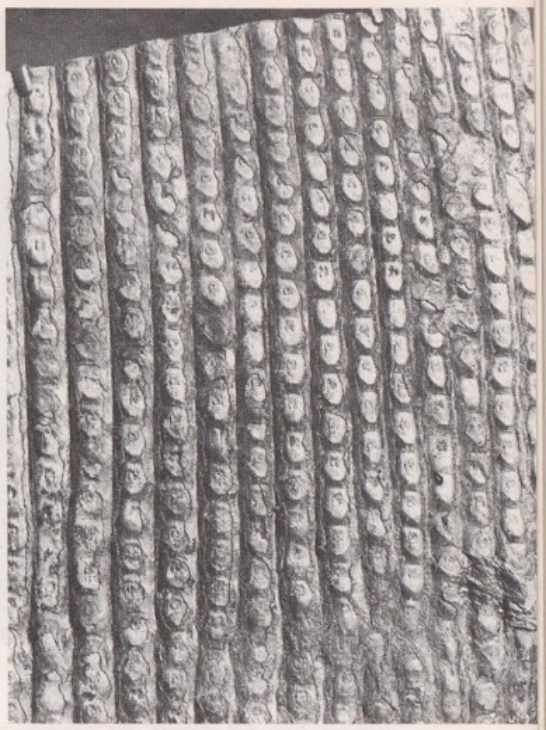


FIG. 16. - *Écorce de Sigillaire.*

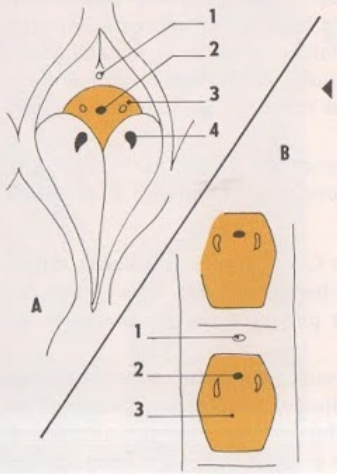


FIG. 17. - *Cicatrices foliaires de Lépidodendron (A) et de Sigillaire (B), détail.* 1. *Ligule.* 2. *Faisceau ligneux.* 3. *Cicatrice foliaire.* 4. *Plage aérifère.*

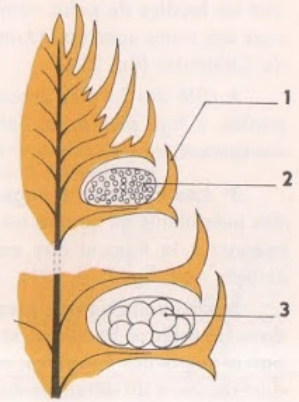


FIG. 18. - *Épi sporifère de Lépidodendron, coupe schématique.* 1. *Écaille sporifère.* 2. *Microsporange.* 3. *Macrosporange.*

Les **Sigillaires** (fig. 27), analogues par leur taille aux Lépidodendrons, en diffèrent par leur tronc, pas ou peu ramifié, terminé par un énorme plumet de feuilles, et par la forme des cicatrices foliaires disposées en files verticales (fig. 16 et 17 B), à l'aspect de sceaux imprimés sur la cire (d'où leur nom : sigillum = sceau).

Le groupe des Lycopodiales n'est plus représenté à l'heure actuelle que par des formes herbacées, rampantes — déjà connues au Carbonifère — et qu'on trouve sur les rochers ou les sols humides (fig. 19).

Cl. Vallin

FIG. 19. - *Lycopode actuel.*

2° Les Équisétales. Parmi les fossiles les plus connus des végétaux de la houille, on trouve des moulages de tiges creuses, cannelées, formées d'une succession d'articles, séparés par des nœuds, les cannelures alternant d'un article à l'autre (fig. 20). Cette disposition rappelle celle de nos Prêles actuelles (fig. 22), Cryptogames vasculaires en forme de queue de Cheval. Mais il s'agit ici de formes arborescentes, appelées **Calamites,** dont la tige pouvait atteindre 10 mètres de haut (fig. 27) ; la base avait 1 mètre de diamètre. A chaque nœud, on voit des verticilles de cicatrices foliaires, mais on ne connaît guère que les feuilles de petits rameaux. Ceux-ci sont souvent isolés de l'arbre et on les décrit sous des noms spéciaux (Annularia) tant qu'ils ne sont pas rapportés à des formes définies de Calamites (fig. 21).

A côté des formes arborescentes à tige creuse, il y avait des formes herbacées grimpantes, à tige pleine, les *Sphenophyllum*, dont les cannelures n'alternent pas d'un article au suivant.

3° Les Filicales (Fougères). Ce troisième groupe de Cryptogames vasculaires diffère des précédents en ce que les sporanges se groupent sous les feuilles, très développées par rapport à la tige, et non en épis sporifères (c'est le cas par exemple de nos Polypodes actuels, voir fig. 7, p. 221).

Nous avons signalé plus haut l'abondance des empreintes de « feuilles de Fougères » dans les schistes houillers, et l'on a cru longtemps que l'époque carbonifère était marquée par le règne des Fougères. Mais nous allons voir qu'une fois connus les organes de reproduction, on a dû détacher du groupe des Fougères un très grand nombre d'espèces décrites

Cl. André

FIG. 20. - *Fragment de tronc de Calamite.*

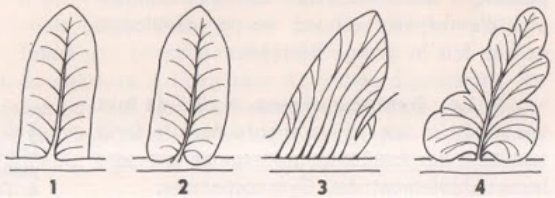
Cl. André

FIG. 21. - *Annularia (rameau feuillé de Calamite).*

Cl. R. H. Noailles

FIG. 22. - *Prêle actuelle.*

FIG. 23. - *Folioles de plantes à feuilles de Fougères.* 1. *Pecopteris.* 2. *Neuropteris.* 3. *Odontopteris.* 4. *Sphenopteris.*



sous ce nom. Il existe cependant, dès l'époque Carbonifère, des Fougères primitives et même des Fougères analogues à nos Fougères arborescentes actuelles des régions tropicales (fig. 27).

4° Les Ptéridospermées. On s'était étonné, depuis 1880 environ, de voir que les nombreuses espèces décrites, d'après leurs empreintes foliaires, comme des Fougères, ne portaient jamais de sporanges. L'étude anatomique de quelques tiges remarquablement conservées révélait, de plus, une structure assez éloignée de celle des Fougères. En 1903 intervint la découverte décisive : certaines graines, à structure bien conservée, étaient rattachées incontestablement à des plantes feuillées considérées jusqu'ici comme des Fougères (fig. 24). Les découvertes se sont multipliées ensuite, et l'on peut alors considérer ces Ptéridospermées (c'est-à-dire Fougères à graines, nom impropre puisque la graine caractérise les Phanérogames) comme les végétaux principaux, associés aux Lycopodiales et aux Équisétales, constituant les immenses forêts houillères. Cette période est l'apogée du groupe, et seuls quelques représentants sont encore trouvés au début du Secondaire.

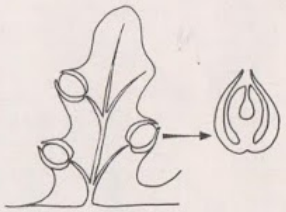


Fig. 24. - *Foliole de Ptéridospermée portant des ovules et coupe d'un ovule.*

Ces plantes apparaissent donc comme intermédiaires entre les Cryptogames vasculaires, par leurs frondes découpées comme des feuilles de Fougères et enroulées en crosse quand elles sont jeunes, **et les Phanérogames,** par leurs graines. Ce sont déjà cependant des Phanérogames, puisque, nous l'avons vu, la graine est la caractéristique de cet embranchement. La structure, que nous ne pouvons étudier ici, le confirme. On voit que le terme Ptéridospermées devrait se traduire par **Gymnospermes à feuilles de Fougères** (voir ci-dessous).

Il est intéressant de noter la constitution des organes reproducteurs (fig. 25). Les organes mâles portent des sacs polliniques où l'on a pu observer des grains de pollen ; leur aspect rappelle encore les microsporanges des Équisétales. Les organes femelles sont constitués chacun par un ovule, non pas enfermé dans un carpelle (cf. chap. 15) mais placé sous une cupule ouverte. On a parfois trouvé des grains de pollen dans la chambre pollinique. Mais un ovule fécondé ne contient pas d'embryon ; celui-ci ne se développe qu'une fois la graine détachée.

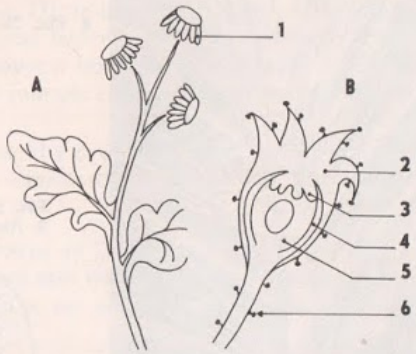


Fig. 25. - *Organes reproducteurs mâles* (A) *et femelles* (B) *d'une Ptéridospermée.* 1. *Sacs polliniques.* 2. *Cupule.* 3. *Chambre pollinique.* 4. *Tégument.* 5. *Nucelle.* 6. *Épine glandulaire.*

5° Les Gymnospermes. A côté de tous ces végétaux, on trouve encore dans la forêt houillère des formes arborescentes qui sont incontestablement des Gymnospermes.

Les Gymnospermes sont des Phanérogames « à graines nues » (nom du groupe) fixées sur les écailles d'une inflorescence en cône : tels sont nos Conifères actuels ; l'ovule est fixé sur un carpelle ouvert, et non comme chez les Phanérogames angiospermes, étudiées au chapitre 15, enfermé dans un carpelle clos.

Les **Cordaïtales,** arbres hauts de 30 à 40 mètres (fig. 27) encore rares au début du Carbonifère, sont ensuite très abondantes (certains niveaux charbonneux de la région de Saint-Étienne sont entièrement formés de leurs débris) et disparaissent au début du Secondaire. Comme chez les Ptéridospermées, l'embryon ne se forme qu'après dispersion des graines.

On commence à voir apparaître, à la fin de la période, le groupe des Ginkgoales, encore représenté de nos jours par *Ginkgo biloba*, unique espèce actuelle (fig. 26). Ses feuilles, par leur forme et leur nervation, rappellent celles de certaines Fougères actuelles. L'appareil reproducteur est très primitif : l'embryon ne se développe que dans l'ovule détaché, et la germination peut suivre immédiatement la fécondation, de telle sorte que le stade graine, période de vie ralentie, est véritablement sauté.

Cl. Vallin

Fig. 26. - *Feuilles de Ginkgo actuel.*

Les documents microscopiques

Une préparation de houille, observée au microscope, montre des corps figurés et une partie liante.

Les corps figurés sont des débris d'organes végétaux : fragments de **tissu ligneux** avec cellules, **cuticules** de feuilles, des **spores,** microspores et macrospores des végétaux de la forêt houillère, des **Algues unicellulaires** en colonies serrées, des **Bactéries.**

La matière interstitielle qui réunit ces éléments montre un aspect fluidal et souvent des fissures de retrait ; elle a dû être une sorte de gelée colloïdale. On sait que certaines Algues unicellulaires d'eau douce, les *Botryococcus*, peuvent se multiplier intensément et rapidement, en colonies appelées « fleurs d'eau », unies par une gelée et sécrétant une huile qui assure la flottaison de l'ensemble ; après leur mort, les Algues s'accumulent au fond et forment une sorte de gelée, appelée sapropèle. La fermentation bactérienne des débris cellulosiques contribue aussi à la formation de cette gelée.

Reconstitution d'un paysage de la forêt houillère

Il suffit de nous reporter aux conclusions des différents points étudiés pour comprendre la reconstitution que propose la figure 27.

L'étude des gisements a permis de conclure à l'existence de vastes dépressions, au sein de la chaîne hercynienne, occupées par des forêts marécageuses. L'étude microscopique, répartissant les divers types de charbon dans l'ensemble du bassin, en accord avec la répartition des autres types de sédiments, a permis de reconstituer l'allure générale de

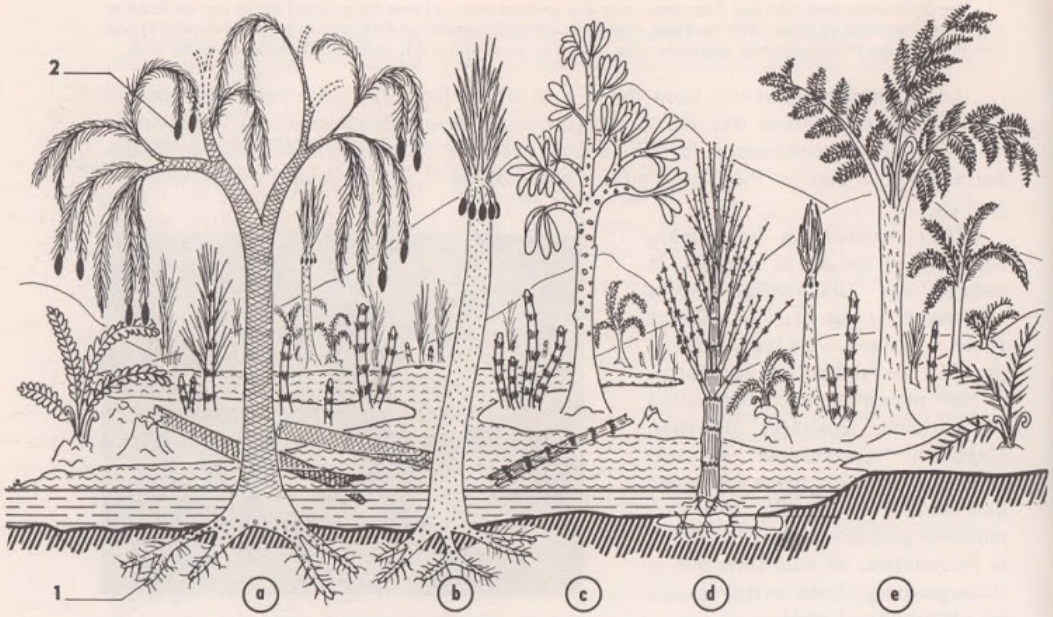


FIG. 27. - *Reconstitution d'une forêt marécageuse du Carbonifère.* a. *Lépidodendron.* b. *Sigillaire.* c. *Cordaïtale.* d. *Calamite.* e. *Fougère arborescente.* 1. *Stigmaria.* 2. *Épi sporifère.*

la lagune, telle que la représente la figure 27 inspirée des travaux de Duparque ; enfin l'étude de la morphologie et de la structure des végétaux fossiles conduit à l'aspect représenté sur cette figure.

B - L'ÉVOLUTION DU MONDE VÉGÉTAL

Les grandes étapes de l'évolution des végétaux (fig. 28) peuvent déjà être esquissées après l'étude des flores primaires :

1° Si l'on suit l'apparition des grands types d'organisation au cours des temps géologiques, on note la succession suivante :

— Avant le Cambrien, Bactéries et Algues bleues unicellulaires à structure cellulaire rudimentaire ;

— La première partie des temps primaires est le règne des Thallophytes, c'est-à-dire sans grande différenciation tissulaire, sans vaisseaux conducteurs, les cellules étant groupées en ce qu'on appelle un thalle ;

— Dans la dernière partie des temps primaires, nous avons remarqué l'extension, le développement, la variété des Cryptogames vasculaires, plantes sans fleurs ni graines, la spore étant l'organe de dispersion ;

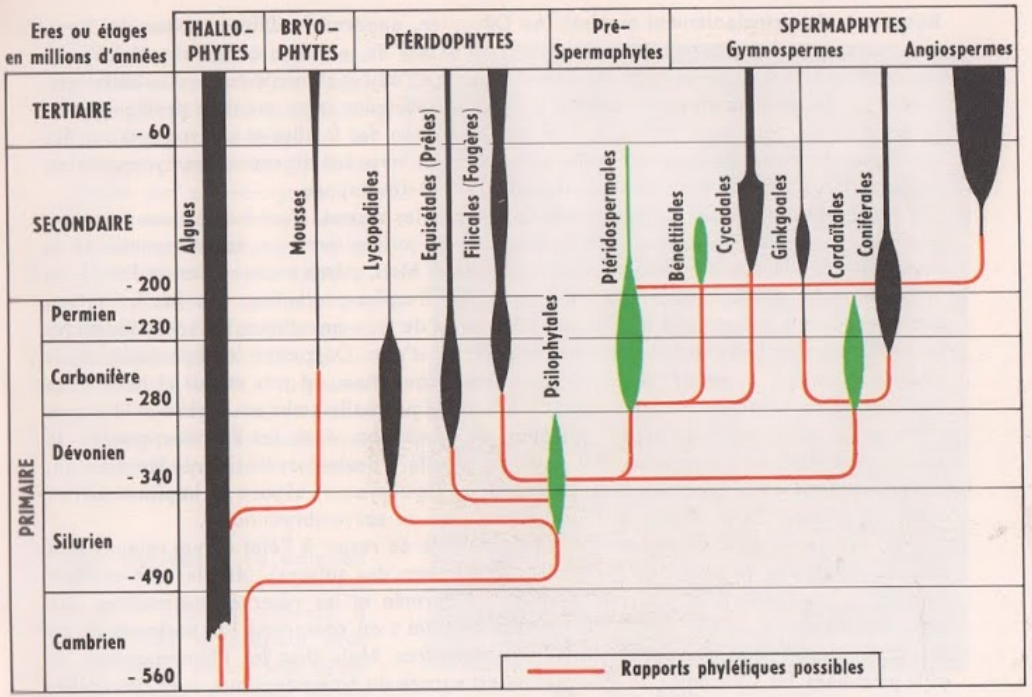


FIG. 28. - *Schéma résumant l'évolution des végétaux.*

— La fin des temps primaires est marquée par l'apparition des Gymnospermes, plantes à graines nues ; ce sont les temps secondaires qui verront leur apogée ;

— Les Angiospermes, à graines enfermées dans l'ovaire devenu fruit, apparaîtront au milieu du Secondaire, et c'est surtout au Tertiaire que se produira leur extension.

C'est l'ordre même de la classification végétale, l'ordre de croissante complexité.

2° Mais on a remarqué aussi qu'il existe entre ces types bien définis de la classification des plantes actuelles, des types plus difficiles à classer. Ce sont des **types intermédiaires :** les Psilophytales, entre les Algues et les plantes vasculaires, les Ptéridospermées, entre les Cryptogames et les Phanérogames, etc., et leur apparition se fait entre celles des types dont ils sont intermédiaires.

Ces types intermédiaires nous montrent la continuité de l'évolution végétale.

3° Quel est **le sens de cette continuité ?** Elle présente un double aspect : dans l'appareil végétatif et dans l'appareil reproducteur ; rappelons successivement ces deux évolutions.

Les premiers végétaux vivaient dans l'eau : leurs cellules étaient isolées, ou groupées en colonies, ou organisées en thalles (c'est encore le cas de la plupart des végétaux aqua-

tiques actuels, principalement marins). Au Dévonien, apparaît la différenciation des tiges, avec un appareil de soutien permettant le port dressé de la plante dans l'air, et des vaisseaux conducteurs assurant le ravitaillement rapide en eau et aliments des parties aériennes, tandis que l'épiderme en se recouvrant de cutine (substance imperméable) protège contre la dessiccation. Puis nous avons noté la différenciation des feuilles et son importance dès que la plante prend un certain développement. Enfin, avec les stigmaria des Lycopodiales, les appareils absorbants sont mieux individualisés et développés.

La dissémination des Cryptogames se fait par les spores, c'est-à-dire dans la phase haploïde, avant la fécondation ; dès la conquête du milieu terrestre, la cutinisation de la membrane favorise leur résistance à la dessiccation. Mais, même encore chez les Fougères, la germination des spores donne naissance à de fragiles prothalles, très liés au milieu humide, et nous avons noté que la fécondation est de type aquatique, les spermatozoïdes se déplaçant par leurs flagelles dans une pellicule d'eau. Déjà chez les Lycopodiales, le prothalle femelle, où se forme l'embryon après fécondation, est très réduit et reste dans l'enveloppe de la spore ; parfois même cet ensemble prothalle-embryon reste sur la plante mère et ne se disperse qu'après formation de l'embryon. Avec les Ptéridospermées, le sporange à macrospore se soudant à la feuille sporifère devient ovule ; après fécondation, l'ovule, contenant son prothalle réduit où se forme l'embryon, se sépare de la plante mère : c'est une graine ; le prothalle se réduit finalement au sac embryonnaire.

La graine, organe de dispersion, est susceptible de rester à l'état de vie ralentie tant que les conditions ne sont pas favorables (apparition des saisons) ; de plus elle contient l'embryon, c'est-à-dire la nouvelle plante déjà formée et les réserves nécessaires aux premiers moments de l'existence du nouveau végétal : on comprend l'importance de ce fait pour la conquête des différents milieux terrestres. Mais chez les Phanérogames les plus primitives, les Cycadales, la fécondation est encore du type aquatique, avec des anthérozoïdes ciliés mis en liberté dans une chambre pollinique de l'ovule, où ils se déplacent jusqu'à l'oosphère. Déjà chez certaines Gymnospermes, les Conifères, et chez toutes les Angiospermes, on voit les anthérozoïdes conduits jusqu'à l'oosphère par le tube pollinique.

Ainsi, que l'on considère l'appareil végétatif ou le mode de reproduction, on constate une **adaptation progressive aux conditions extrêmement variables et diverses du milieu terrestre.**

C - LA FAUNE CONTINENTALE

Deux groupes sont susceptibles de nous intéresser dans notre histoire de la conquête des continents : la classe des Insectes et l'embranchement des Vertébrés.

Les Insectes Nombreux et variés, ils ont laissé une grande quantité d'empreintes admirablement conservées ; ils sont de grande taille (on cite souvent *Meganeura* du Carbonifère de Commentry, grande Libellule de 70 centimètres d'envergure). Ce sont tous des Insectes des groupes primitifs, à appareil buccal broyeur et métamorphoses incomplètes : Libellules, Blattes, très proches des types actuels, jusque dans les détails de la nervation des ailes par exemple (fig. 29).

Cependant, à la fin du Carbonifère apparaissent des Insectes à métamorphoses complètes. Ce sont encore des types broyeurs (les butineurs et suceurs de nectar n'apparaîtront qu'avec le règne des plantes à fleurs). Mais on peut rapprocher la période de nymphose, avec son immobilité et l'absence de nourriture, de la graine des phanérogames et son absence d'échanges avec le milieu extérieur, apparition qui se fait à la même époque, et qu'on met en relation avec l'hypothèse de l'établissement de saisons. Mais la comparaison s'arrête là, car si la graine est en vie ralentie, la nymphose est une période de transformations qui suppose un intense métabolisme.

Cl. Guiley-Lagache

FIG. 29. - *Blatte du Carbonifère.*

Les Vertébrés La conquête du continent avait à peine commencé à la période précédente avec *Ichthyostega*, encore très lié au milieu aquatique. Mais elle va s'affirmer, car les **Stégocéphales,** dont *Ichthyostega* est un type primitif, vont se diversifier. Pour la première fois, au Carbonifère, on trouve des traces incontestables de locomotion terrestre : sur les vases, devenues schistes, d'anciennes lagunes, on observe des traces de pas à cinq doigts ; elles sont attribuées à des Stégocéphales.

Seymouria est un genre particulièrement remarquable (fig. 30) par l'alliance de caractères typiquement stégocéphaliens (par exemple disposition du toit crânien, existence de canaux sensoriels) et de caractères reptiliens (narines internes allongées et rapprochées, disposition des vertèbres, nombre élevé des phalanges). Les traces d'insertions musculaires montrent l'existence de muscles entraînant le mouvement des côtes, donc la possibilité de mouvements respiratoires, à la façon des Vertébrés aériens ; certaines dispositions anatomiques montrent qu'il pouvait aussi déglutir l'air à la façon des Amphibiens.

FIG. 30. - *Seymouria reconstitué.*

Par contre, d'autres Stégocéphales

de petite taille, à tête arrondie en avant, ressemblent à de petites Salamandres ; ce sont les **Branchiosaures,** connus par des milliers d'exemplaires (fig. 31); même les parties molles ont laissé des traces charbonneuses susceptibles d'être interprétées : par exemple des traces de branchies externes sont bien visibles. Plus de 400 échantillons du Permien d'Autun, dont la taille varie de 2 à 15 centimètres, ont subi des examens précis en utilisant des éclairages variés par leur orientation (lumière directe ou rasante), leur nature (lumière monochromatique de sodium, infrarouge), à sec ou dans l'alcool. On voit la précision des études paléontologiques, qui ont pu rendre visibles les empreintes des muscles, nerfs, vaisseaux, sur le squelette.

FIG. 31. - *Branchiosaurus ou Protriton reconstitué.*

Ce groupe des Stégocéphales est donc un **groupe synthétique.** L'*Ichthyostega* du Dévonien nous a montré des caractères de Poissons crossoptérygiens (ceux-ci étant eux-mêmes intermédiaires par plusieurs traits de l'organisation entre Poissons et Vertébrés tétrapodes) associés à des caractères de Vertébrés terrestres. Le *Seymouria* associe des caractères d'Amphibiens et des caractères de Reptiles : certains paléontologistes l'ont même classé parmi les Reptiles. D'autres genres, comme les Branchiosaures (qu'on a appelés aussi Protritons), sont plus nettement Amphibiens. De même que les espèces intermédiaires, les groupes synthétiques sont un argument en faveur de l'évolution : dans les multiples

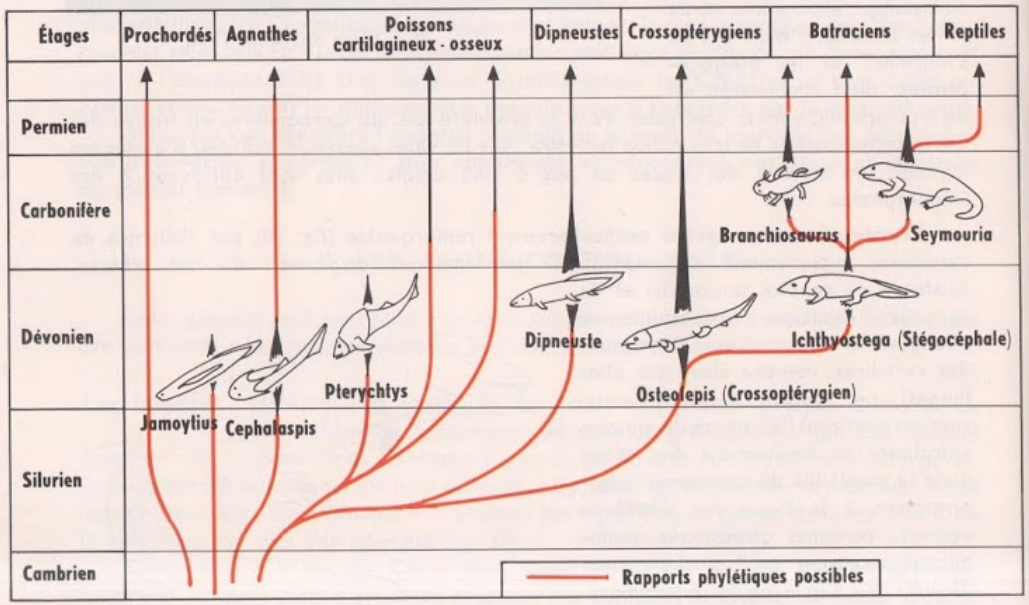


FIG. 32. - *Schéma résumant l'évolution des Vertébrés pendant l'ère primaire.*

possibilités (potentialités) de ce groupe, on peut suivre les tendances vers les Amphibiens voisins des espèces actuelles et les tendances vers le type reptilien.

On connaît déjà des **Reptiles primitifs** au Permo-carbonifère, mais nous les étudierons avec l'évolution de ce groupe qui aura son apogée aux temps secondaires, où nous pourrons dégager les traits essentiels de leur évolution. Le schéma de la figure 32 résume ce que l'on sait actuellement sur l'évolution des Vertébrés pendant l'ère primaire.

En résumé, l'époque Permo-carbonifère est marquée par l'édification de la chaîne hercynienne en bordure des continents préexistants, c'est-à-dire par une extension considérable des aires continentales. Les bassins houillers sont l'un des aspects les plus remarquables et les mieux connus (mais non les seuls) des continents ainsi édifiés.

Cette époque marque la pleine réussite de la conquête du domaine continental, à la fois par les Plantes, par les Insectes et par les Vertébrés.

CONCLUSION

L'étude des temps précambriens nous fournit quelques certitudes :

1° **La vie primitive est née dans les eaux ;** la conquête du continent n'a été faite qu'à partir de l'époque primaire, par des êtres déjà évolués.

2° **La vie a débuté par des formes simples :** Bactéries et Algues bleues à structure cellulaire rudimentaire ; leur activité est à l'origine de l'oxygène atmosphérique qui permet la naissance de la vie aérobie et la formation de la couche d'ozone interceptant la plus grande partie des radiations ultraviolettes de la lumière solaire.

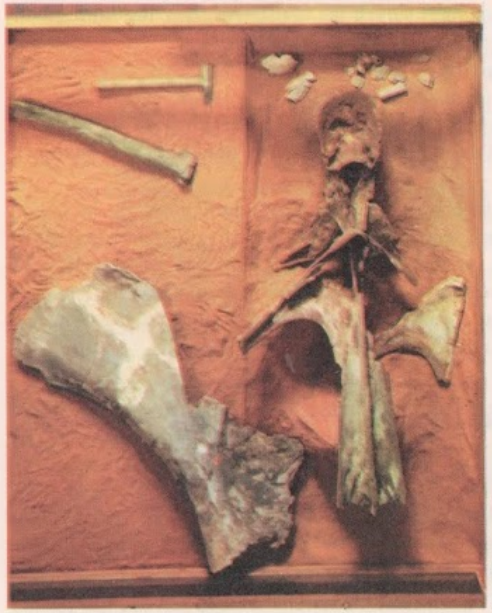
3° **L'apparition de la vie remonte probablement à plus de deux milliards d'années,** tandis que le début de l'ère primaire (Cambrien) n'est guère vieux que de 500 millions d'années.

4° Pendant de très longues périodes, elle a dû se limiter aux formes les plus simples; mais **dès avant l'époque primaire elle était déjà très diversifiée.**

L'ère primaire nous apporte des éléments essentiels sur l'évolution de la vie :

1° Avec la **conquête du milieu terrestre** par les végétaux et par les animaux (notamment Insectes et Vertébrés).

2° Avec la mise en place de tous les groupes de la classification : on peut y rechercher l'**origine de tous les types fondamentaux** d'organisation, animaux ou végétaux. L'existence de groupes synthétiques et de types intermédiaires permet de conclure à la **continuité de l'évolution.**



Cl. Guitry-Lagache

FIG. 1. - *Omoplate et vertèbre de Dinosaurien (proche du Brontosaure) trouvés dans le sud du Maroc. Le marteau donne une idée de la taille de ces os.*

LA VIE À L'ÈRE SECONDAIRE
Adaptations d'un groupe paléontologique : LES REPTILES

La destruction de la grande chaîne hercynienne marque la fin de l'ère primaire. Les temps secondaires n'offrent pas de grands bouleversements dans la répartition des terres et des mers : il y aura surtout des transgressions (avancées) et des régressions (reculs de la mer) dont l'histoire permet de distinguer les différentes périodes ; elles s'accompagnent, en effet, non seulement de modifications dans les conditions de la sédimentation, mais aussi de changements dans les conditions de vie, dans la composition des faunes et des flores.

Les grandes masses continentales (continents nord-atlantique et sino-sibérien au nord, africano-brésilien au sud) sont séparées par une région de mers profondes (Mésogée) d'où partent les transgressions marines, où s'accumulent de grandes épaisseurs de sédiments, et où s'amorcent, vers la fin de l'ère, les plissements qui marqueront l'ère tertiaire.

La première partie du Secondaire, le Trias, est, tout au moins en Europe, très liée au Permien ; l'aridité du climat représente une crise qui a créé une coupure dans l'histoire de la vie. Le Jurassique, marqué au début par une vaste transgression sur les continents triasiques, est une période de calme orogénique qui permet une sédimentation très régulière, et qu'achève une

vaste régression, donc une extension des aires continentales. La nouvelle transgression crétacée, sous un climat semble-t-il plus froid, a donné naissance aux dépôts de craie qui lui ont valu son nom. Les grands traits de la répartition actuelle des continents et des mers s'établissent.

Dans une première partie, nous rechercherons les grandes lignes de l'évolution de la vie au cours de l'ère secondaire, qui nous permettront de reconstituer quelques paysages caractéristiques. Puis, dans la deuxième partie, c'est la classe des Reptiles, dont l'évolution est le fait le plus remarquable de cette ère, qui retiendra notre attention.

I. LA VIE A L'ÈRE SECONDAIRE

A - APERÇU SUR LA FLORE ET LA FAUNE

La flore continentale L'étude des flores primaires nous a permis d'esquisser les grands traits de l'évolution des végétaux. Il nous suffira de rappeler ici que l'acquisition de la graine permet au monde végétal d'affermir et d'étendre son emprise sur les continents.

Les **Gymnospermes** présentent un grand développement : l'élément dominant de la flore est constitué par un groupe exclusivement fossile, apparu dès le Permien et qui déclinera au Crétacé : les **Bennettitales** (fig. 2) ; c'est un des groupes les plus importants de la paléobotanique ; les fleurs mâles ressemblent à des feuilles à microsporanges de Cryptogames (voir fig. 18, p. 387), les fleurs femelles ont le carpelle ouvert, sans stigmate, caractéristique des Gymnospermes, tandis que la graine a la structure de celle des Angiospermes. Enfin, il y a pour la première fois un fruit bien net, mais pas sur le modèle du fruit des Angiospermes : il n'est pas formé par le développement d'un ovaire, mais par les pédicelles des graines et les écailles interséminales. On reconnaît là un de ces groupes synthétiques dont on a déjà signalé l'importance pour l'étude de l'évolution.

Les premières Angiospermes furent trouvées au Groenland dans un terrain datant du début du Jurassique ; la diversification de ces plantes à fleurs se fait au Crétacé où l'on

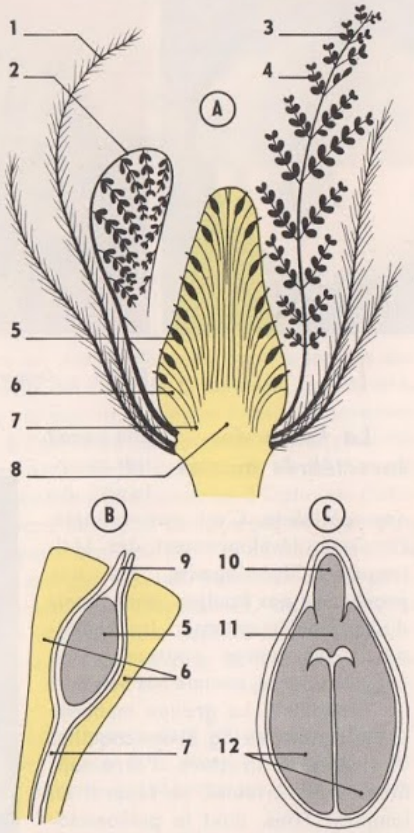


FIG. 2. - *Appareil reproducteur d'une Bennettitale. Coupe schématique d'une fleur (A), d'un ovule (B), d'une graine (C). 1. Bractée velue. 2. Étamine foliacée, non épanouie. 3. Étamine épanouie. 4. Sac pollinique. 5. Ovule. 6. Écaille interséminale. 7. Pédicelle. 8. Réceptacle. 9. Micropyle. 10. Radicule. 11. Tigelle. 12. Cotylédons.*

trouve brusquement des formes nombreuses et variées ; elle coïncide avec l'apparition des Insectes à métamorphoses complètes, suceurs ou lécheurs de nectar, dont on connaît le rôle dans la pollinisation, et avec celle des Oiseaux, disséminateurs de graines. Alors que l'uniformité de la flore est très grande au Jurassique, vers la fin de la période crétacée on constate une répartition en rapport avec des zones climatiques.

Cl. Rudel — Cl. Désiré — Cl. Guiley-Lagache

FIG. 3. - *Ammonites, de profil et en coupe.*

La faune des Invertébrés marins

Elle paraît très monotone au non-spécialiste. C'est, par exemple, l'énorme développement des Mollusques Céphalopodes, les uns proches de nos Poulpes, mais munis d'une coquille externe : les Ammonites ; les autres pourvus d'une coquille interne, comme nos Seiches : les Bélemnites. Le groupe immense des **Ammonites** (fig. 3) aux coquilles de formes, de structure, d'ornementation très variables, se répartit en longues séries, dont le paléontologiste étudie les « radiations évolutives » et que le stratigraphe utilise comme repères pour dater les séries parfois très uniformes des sédiments secondaires ; les Ammonites disparaîtront à la fin du Crétacé. La foule des Mollusques Bivalves (tels que les Gryphées, fig. 4) est adaptée aux différents milieux, et ce sont plutôt des fossiles de faciès. Les Oursins,

Cl. Vallin

FIG. 4. - *Calcaire à Gryphées.*

réguliers et irréguliers, sont abondants sur certains littoraux, et des Crinoïdes (fig. 5) fixés sur le fond de mers, en véritables « prairies » sous-marines, ont édifié des masses de calcaires « à entroques » au Trias et au Jurassique.

Cl. Vallin

FIG. 5. - *Crinoïde et calcaire à entroques.*

Un atoll jurassique

Un des aspects les plus intéressants de la vie marine au Jurassique est présenté par les récifs et les atolls, très analogues à ceux qui s'édifient de nos jours dans les mers tropicales. Les récifs intéressent le géologue parce que, d'une part ils marquent les lignes de rivage dont on peut suivre le déplacement au cours des époques successives, et d'autre part parce qu'ils caractérisent les mers chaudes et sont des indicateurs de climat. Ils sont intéressants pour le paléontologiste parce que les sédiments calcaires très fins qui les accompagnent constituent un milieu exceptionnel pour la conservation des organismes. On a pu décrire en détail (Piveteau dans « Images des mondes disparus ») la constitution de certains récifs, tel celui de Solenhofen, en Bavière, très importants par les documents essentiels qu'ils ont fournis. Les vases fines sont devenues des calcaires lithographiques qui se prêtent bien à l'étude de ces documents. Des périodes de soulèvement et d'affaissement entraînaient des avancées et des retraits de la mer qui envasaient et recouvraient les faunes enlisées ; on trouve des empreintes d'Ophiures (Échinodermes voisins de l'Étoile de mer) fossilisées dans l'attitude de la reptation ; un gros Crustacé a dû frapper plusieurs fois le sol de sa queue avant de périr et a laissé une petite excavation, un Insecte repose ailes étendues, ayant marqué le sol du battement de ses ailes. Et ce sont de tels sédiments qui ont gardé la silhouette des Ichtyosaures, les empreintes de pas de Dinosaures, les contours de l'aile des Ptérodactyles, tous Reptiles dont nous reparlerons, ou la trace des plumes de l'Archéoptéryx dont il faut étudier les restes, en raison de leur importance.

L'Archéoptéryx, premier Oiseau connu

Trois exemplaires ont été trouvés dans les calcaires lithographiques de Solenhofen (fig. 6 et 7). Examinons leurs caractères, que nous essaierons de répartir en deux groupes.

Caractères reptiliens :

— Les mâchoires portent des dents ;
— Les dernières phalanges de l'aile sont libres et portent des griffes (mais ce caractère apparaît chez les embryons de certains Oiseaux actuels [fig. 9 B]) ;
— Au membre inférieur, tibia et péroné l'un et l'autre bien développés ;
— Colonne vertébrale à vertèbres biconcaves se prolongeant longuement dans la queue ;
— Côtes grêles.

FIG. 6. - *Empreinte d'Archéoptéryx dans le calcaire de Solenhofen (Bavière).*

Cl. Guiley-Lagache

Caractères aviens :

— Il y a des plumes ;

— La forme du crâne et la disposition de ses os sont celles des Oiseaux ;

— Sclérotique ossifiée comme chez certains Oiseaux actuels ;

— Structure de l'aile nettement avienne ; la comparaison des croquis (fig. 9) montre que la structure de l'aile de l'Oiseau est bien différente de celle des Reptiles volants.

B - LES DIVERSES ADAPTATIONS DES REPTILES

Notre étude des Reptiles fossiles comprendra deux parties : d'abord l'examen de quelques documents, choisis pour montrer la diversité des adaptations aux milieux aérien, aquatique, terrestre ; ce choix ne sera qu'un

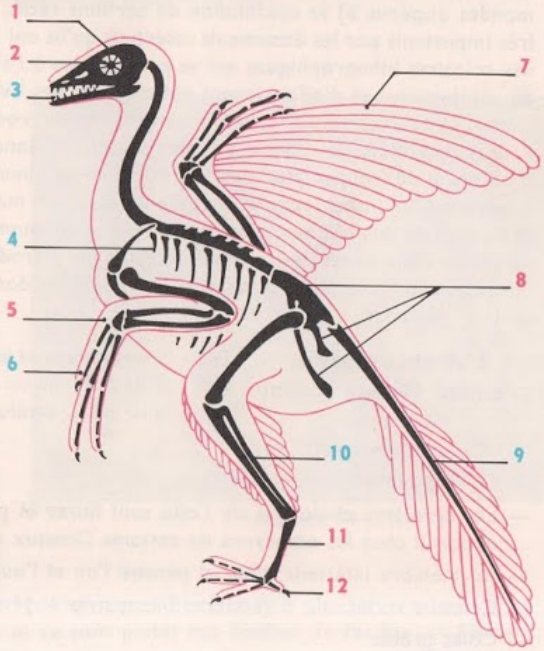


FIG. 7. - *Reconstitution de l'Archéoptéryx (squelette, forme du corps et disposition des plumes). Numéros rouges = caractères aviens ; numéros bleus = caractères reptiliens.* 1. *Crâne.* 2. *Sclérotique ossifiée.* 3. *Dents coniques.* 4. *Côtes grêles.* 5. *Aile de structure avienne.* 6. *Doigts libres.* 7. *Plumes.* 8. *Bassin d'Oiseau coureur.* 9. *Colonne vertébrale dans la queue.* 10. *Tibia et péroné distincts.* 11. *Tarso-métatarse.* 12. *Quatre doigts dont un opposé aux autres.*

prélèvement, limité à quelques échantillons parmi les plus diffusés par l'illustration, dans la masse extrêmement variée des types fossiles. Puis, dans une deuxième partie, une étude plus systématique, bien qu'encore très partielle aux yeux d'un spécialiste, nous fera connaître les apports les plus importants de la paléontologie reptilienne aux recherches sur les modalités de l'évolution.

Afin de bien saisir l'importance des observations qui vont suivre, rappelons que le monde actuel des Reptiles est représenté par les Lézards, les Serpents, les Crocodiles, les Tortues : Vertébrés tétrapodes (il y a eu régression des membres chez les Serpents), à peau couverte d'écailles de nature cornée, sans glandes cutanées, à température variable, et dont les œufs, pondus à terre, sont pourvus de réserves et d'annexes embryonnaires (comme ceux des Oiseaux) et permettent le développement de l'embryon jusqu'à un stade avancé (il n'y a pas de larves).

Les Reptiles volants ou Ptérosauriens (1)

Examinons la photographie d'une empreinte de **Ptérodactyle** (fig. 8). Nous avons déjà signalé les conditions de conservation (le récif jurassique).

La taille est celle d'un Corbeau. L'aile est supportée par un seul doigt (d'où le nom) démesurément allongé (fig. 9 D) ; ce n'est ni le dispositif anatomique des Oiseaux (fig. 9 A), ni celui des Chauves-Souris (fig. 9 E). On dit qu'il y a là des **organes analogues** (ce sont tous des ailes), mais non pas homologues (ils ne sont pas constitués par les mêmes éléments). On remarque aussi l'exiguïté du corps par rapport à la tête et à l'aile.

Si l'aile est entièrement différente de celle des Oiseaux, il y a quelques caractères adaptatifs analogues : os pneumatiques, sternum caréné, grandes orbites et crâne marqué par le grand développement des lobes optiques, faisant supposer une prédominance de la vision.

Ce Reptile devait se déplacer à la manière d'un planeur (fig. 10), utilisant les courants

(1) Pteron = aile ; sauros = lézard.

Cl. Guiley-Lagache

FIG. 8. - *Empreinte de Ptérodactyle dans le calcaire de Solenhofen (Bavière).*

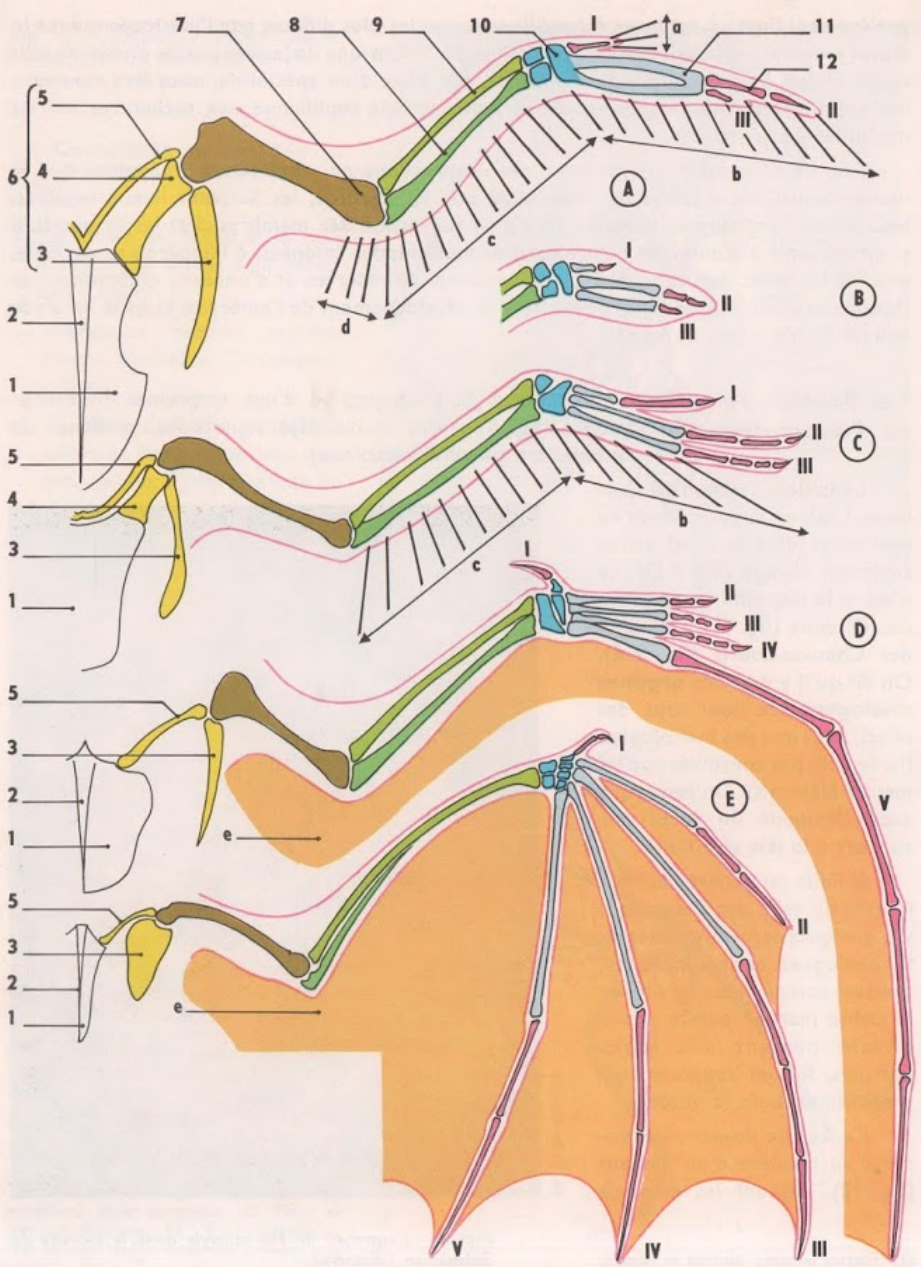


Fig. 9. - *Structure comparée des ailes d'un Oiseau* (A), *d'un embryon d'Oiseau* (B), *de l'Archéoptéryx* (C), *du Ptérodactyle* (D) *et de la Chauve-Souris* (E). 1. *Sternum*. 2. *Bréchet*. 3. *Omoplate*. 4. *Os coracoïde*. 5. *Clavicule*. 6. *Ceinture scapulaire*. 7. *Humérus*. 8. *Cubitus*. 9. *Radius*. 10. *Carpe*. 11. *Métacarpe*. 12. *Phalanges*. I, II, III, IV, V. *Doigts*. a. *Rémiges du pouce*. b. *Rémiges primaires*. c. *Rémiges secondaires*. d. *Rémiges scapulaires*. e. *Membrane alaire*.

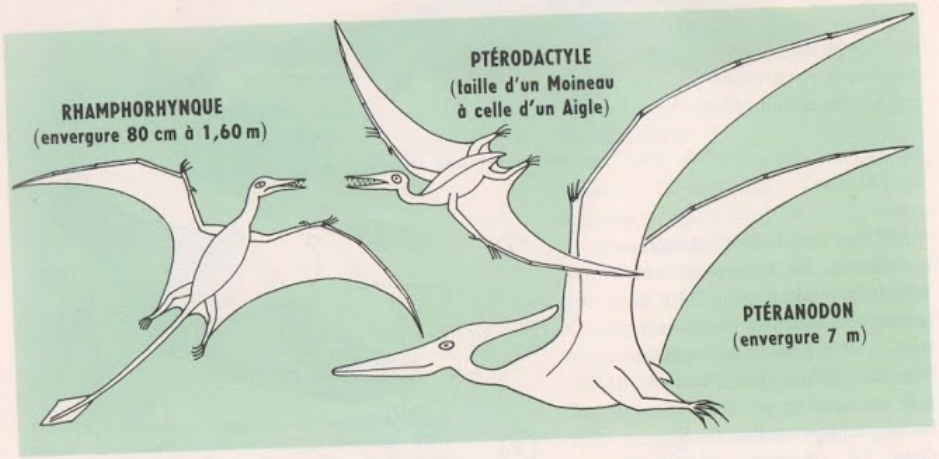


Fig. 10. - *Ptérosauriens en vol. Reconstitution.*

aériens s'élevant des parties surchauffées du continent. Les griffes des doigts libres devaient lui permettre de grimper le long des falaises d'où il pouvait prendre son vol.

A côté des Ptérodactyles, d'autres Reptiles planaient au-dessus des terres jurassiques ou crétacées. L'aile était toujours du même type. Certains étaient pourvus de dents, d'autres d'un bec corné. Il en était qui possédaient une longue queue (fig. 10); leur taille variait de celle d'un Moineau à celle d'un grand Aigle et même jusqu'à 6 à 8 mètres d'envergure.

Les Reptiles marins

Les **Ichtyosaures** (Ichthyos = poisson) sont très répandus dans toutes les mers jurassiques ; certaines formes atteignaient 10 mètres de long. Plusieurs gisements ont fourni des exemplaires complets, bien conservés (fig. 11) avec l'empreinte du corps, le contour des nageoires, des restes de peau, de muscles, de ligaments. On voit la similitude de forme avec un Mammifère actuel, le Dauphin (fig. 12) ; tous deux présentent une adaptation aussi parfaite à la vie aquatique que celle du Requin : il y a là un exemple typique de convergence.

La structure des membres est remarquable (fig. 13); les membres antérieurs sont plus développés que les postérieurs. Ils sont rejetés sur les côtés, présentent un **raccourcissement** considérable des os des deux premiers segments, une **multiplication des phalanges** et une **ankylose** des articulations de toutes ces pièces osseuses entre elles : les

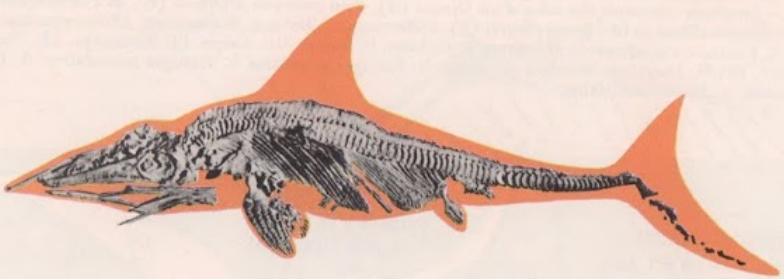


FIG. 11. - *Ichtyosaure, squelette et empreinte du corps.*

membres sont des palettes natatoires. Le moteur principal de la nage semble être la queue ; la colonne vertébrale, aux vertèbres biconcaves comme celles des Poissons, plus ou moins soudées dans la région cervicale, s'engage dans la nageoire caudale, après une nette flexure.

La position des narines, les plaques osseuses de la sclérotique, l'absence de dispositifs de plongée, font penser que cet animal se déplaçait au voisinage de la surface. On a trouvé, dans l'intérieur du corps, marquant la place de l'intestin, les restes bien conservés de leurs proies (Poissons, Crustacés, Céphalopodes) ainsi que dans les déjections fossilisées (coprolithes). Dans quelques Ichtyosaures adultes, on a trouvé des squelettes de jeunes ou d'embryons : étaient-ils cannibales ou vivipares ? La viviparité n'a rien pour surprendre : il y a des Reptiles actuels (Vipère, par exemple) où tout le développement embryonnaire de l'œuf, jusqu'à l'éclosion, se fait dans le corps de la mère. D'autre part, une fois pondu, l'œuf des Reptiles, comme celui des Oiseaux, ne peut se développer qu'en présence d'air. La viviparité favorise donc la reproduction de Reptiles franchement aquatiques comme les Ichtyosaures.

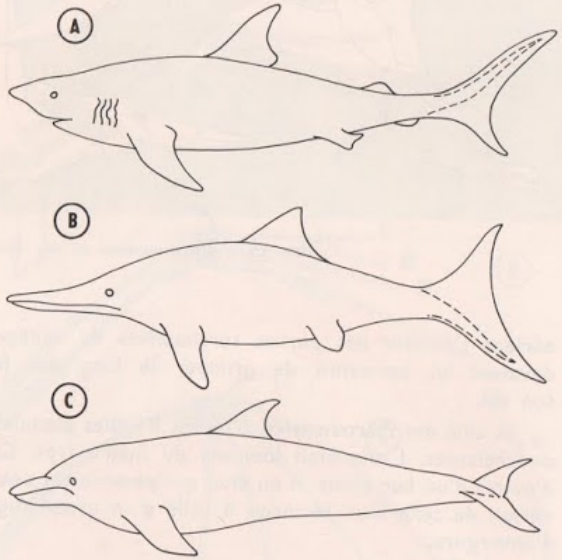


FIG. 12. - *Convergence des formes chez le Requin* (A), *l'Ichtyosaure* (B) *et le Dauphin* (C).

Les plus primitifs des Ichtyosaures, tout à fait au début du Secondaire, avaient encore

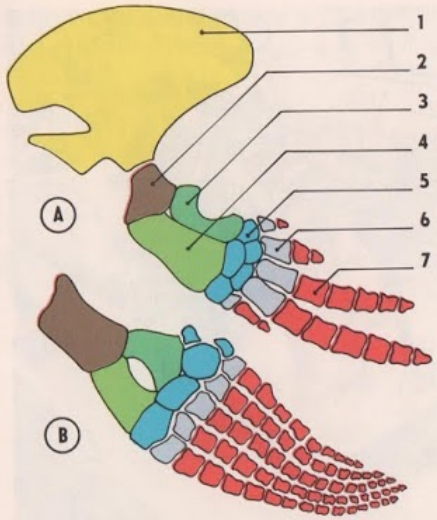


FIG. 13. - *Structure comparée des membres antérieurs du Dauphin* (A) *et de l'Ichtyosaure* (B). 1. *Omoplate.* 2. *Humérus.* 3. *Cubitus.* 4. *Radius.* 5. *Carpe.* 6. *Métacarpe.* 7. *Phalanges.*

une face peu allongée, des vertèbres longues et bien articulées qui ne ressemblaient pas à celles des Poissons, et leurs membres conservaient une ressemblance avec ceux des Reptiles terrestres. On a là un exemple d'adaptation de Vertébrés ayant fait retour à la vie aquatique ; c'est également le cas de Mammifères comme les Dauphins.

Il y a eu d'autres groupes de Reptiles aquatiques. Les **Mosasaures** ont pris à la fin du Crétacé la place des Ichtyosaures en déclin : l'un d'eux, long de 12 à 15 mètres, comptait 120 à 150 vertèbres. Citons encore le **Plésiosaure,** au long cou de Cygne (fig. 14). Leurs silhouettes ont été popularisées par les légendes sur les « Serpents de mer », que l'on représentait sous cette forme.

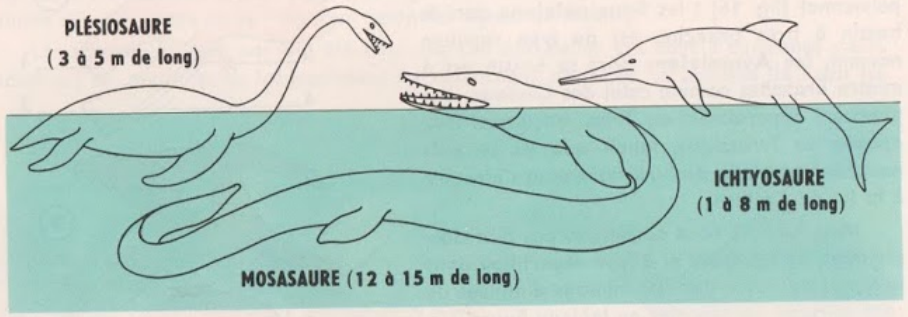
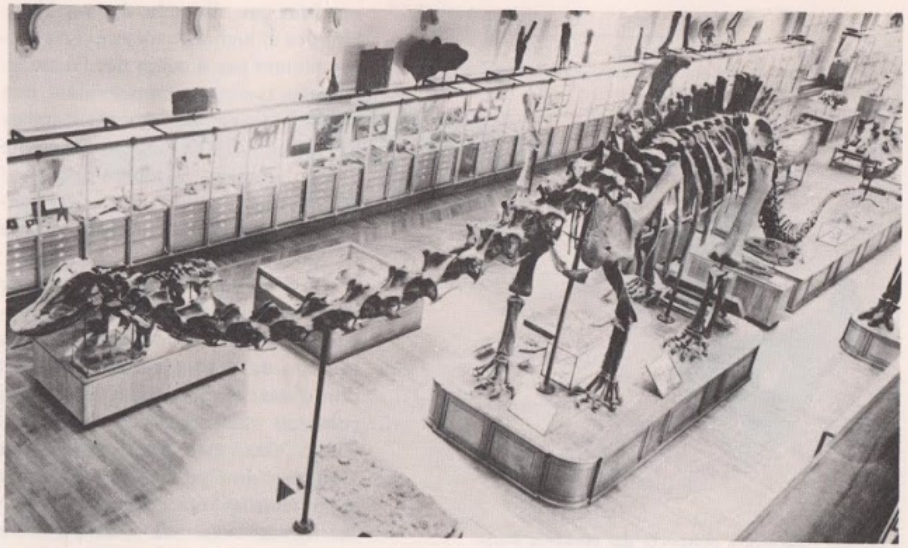


FIG. 14. - *Reptiles marins se déplaçant. Reconstitution.*

Les Reptiles terrestres

Exemple : le groupe des **Dinosauriens** (étymologiquement : Lézards redoutables). C'est le groupe le plus spectaculaire, le mieux connu : leurs formes reconstituées dans nos musées font l'étonnement des visiteurs (fig. 15) ; c'est parmi eux qu'on trouve les formes animales terrestres qui détiennent, de tous les temps, le record de la taille et du poids. Ce groupe comprend deux séries distinctes,



Cl. Potiquet - Muséum National d'Histoire Naturelle - Paris

FIG. 15. - *Squelette de Diplodocus.*

se définissant par la structure du bassin (ceinture pelvienne) [fig. 16] : les **Sauripelviens** dont le bassin à trois branches est du type reptilien normal, les **Avipelviens** dont le bassin est à quatre branches comme celui des Oiseaux. Les premiers apparaissent au Trias, atteignent leur apogée au Jurassique, tandis que les seconds commencent à la fin du Jurassique pour s'éteindre à la fin du Crétacé.

Mais nous ne nous arrêterons pas à la classification de ces types ni à leur répartition dans le temps au cours des 100 millions d'années de cette période (se reporter au tableau figure 27). Nous examinerons seulement quelques adaptations à la marche (quadrupède ou bipède) et au régime (herbivore ou carnivore).

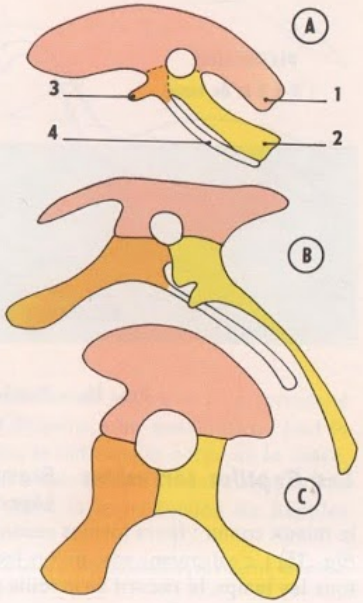


FIG. 16. - *Structure comparée des bassins d'un Oiseau, l'Aptéryx* (A), *d'un Avipelvien, l'Iguanodon* (B), *d'un Sauripelvien, le Brontosaure* (C). 1. *Ilion.* 2. *Ischion.* 3. *Pubis.* 4. *Postpubis.*

1° **Le Diplodocus** sera le type de Dinosaurien quadrupède herbivore (il est de la série des Sauripelviens). Le squelette de la galerie de paléontologie du Muséum d'Histoire

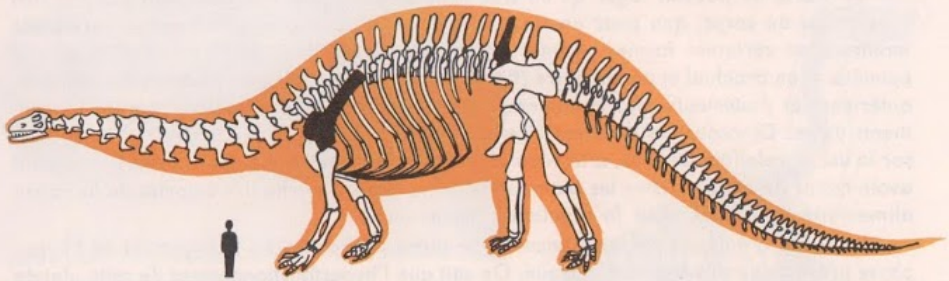


FIG. 17. - *Reconstitution du Dinosaurien de la figure 1. En noir, l'omoplate et la vertèbre.*

Naturelle mesure 27 mètres (fig. 15) ; il est vrai que la queue et le cou représentent plus de la moitié ; la reconstitution des formes (fig. 17) permet d'évaluer le poids aux environs d'une trentaine de tonnes. Le squelette (fig. 17) est intéressant à considérer ; les membres forment quatre piliers supportant la voûte de la colonne vertébrale, qui, elle, supporte toute la masse : remarquer la taille des vertèbres et l'importance de leurs apophyses (fig. 1 et 17). La solidité s'accompagne de légèreté : dans les pièces squelettiques creuses, de minces cloisons osseuses se disposent selon les lignes de tension.

Les traces de leurs pas ont été trouvées sur des dalles qui sont d'anciennes vases lacustres ; on pense qu'ils fréquentaient les marécages profonds, la poussée de l'eau les

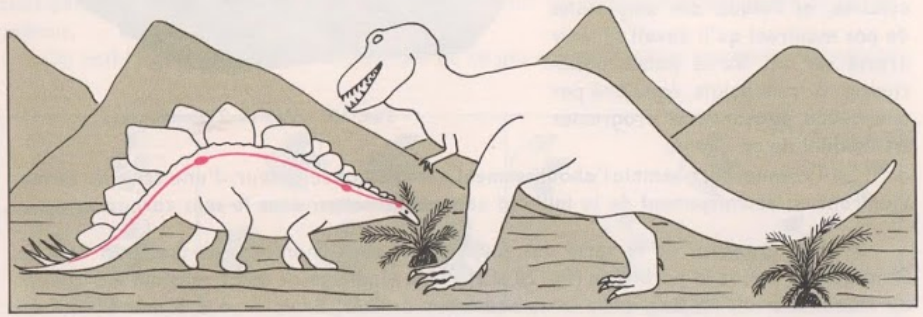


FIG. 18. - *Reconstitution de deux Dinosauriens : à gauche, un Avipelvien herbivore, le Stégosaure (3 à 7 m de long), broutant une Bennettitale (on a figuré en rouge l'axe cérébrospinal) ; à droite, un Sauripelvien carnivore, le Tyrannosaure (10 à 15 m de long).*

affranchissant de la servitude de leur masse, les herbes aquatiques fournissant leur nourriture, et l'éloignement du rivage les mettant à l'abri des puissants Reptiles carnivores. D'autres Dinosaures, cuirassés, pouvaient trouver une protection dans leur cuirasse ornée d'épines et de pointes (fig. 18).

Le crâne ne pouvait loger qu'un très petit cerveau (100 fois plus petit par rapport à la masse du corps, que pour un Crocodile actuel !) ; par contre la colonne vertébrale montre chez certaines formes géantes l'emplacement de deux renflements de la moelle épinière — un brachial et un lombaire (fig. 18) —, centres des réflexes moteurs des membres antérieurs et postérieurs plus volumineux que le cerveau. On en déduit que les mouvements de ces Dinosauriens devaient être lents, que la vie végétative l'emportait beaucoup sur la vie de relation. De plus, si la régulation thermique était nulle, ou réduite, ils devaient avoir moins de besoins (chez les Mammifères, une grande partie des calories de la ration alimentaire est utilisée pour la régulation thermique).

La cavité crânienne présente encore une autre particularité : le logement de l'hypophyse présente un allongement marqué. On sait que l'hyperfonctionnement de cette glande endocrine a pour conséquence le gigantisme. On met parfois en relation cette particularité anatomique avec le gigantisme de ces grands Dinosauriens.

2° Le Tyrannosaure, également de la série des Sauripelviens, est un exemple de Dinosaurien carnivore. C'est encore une espèce de grande taille, pouvant atteindre 15 mètres de long, 6 mètres de haut (fig. 18). La mâchoire (fig. 19), de 1,20 mètre de long, est armée d'une série de dents tranchantes de 20 centimètres de long. Ses pattes antérieures, petites, sont armées de fortes griffes. La reconstitution du squelette, avec les insertions musculaires, et l'étude des empreintes de pas montrent qu'il devait se tenir dressé sur ses fortes pattes postérieures, à trois doigts, équilibré par une queue puissante, et progresser en s'aidant de sa queue.

Cl. Potiquet - Muséum National d'Histoire Naturelle - Paris

FIG. 19. - *Tête de Tyrannosaure.*

Le Tyrannosaure semble l'aboutissement, au Crétacé supérieur, d'une série de formes montrant un accroissement de la taille et une spécialisation dans le sens carnassier.

3° L'Iguanodon, de la série des Avipelviens, nous montrera ce que peut être un Dinosaurien bipède et herbivore (fig. 20 et 21). Une vingtaine de spécimens ont été trouvés, au même endroit, en Belgique ; leurs squelettes dressés, hauts de 4 à 5 mètres, ont été montés, groupés dans l'attitude de la course, dans une vaste salle du Muséum de Bruxelles : ils offrent un spectacle impressionnant.

Les empreintes de pas (fig. 22) ont été trouvées sur d'anciennes vases, accompagnées

Cl. Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique.

FIG. 20. - *Tête d'Iguanodon. La denture est caractéristique du régime herbivore. La partie antérieure des mâchoires, édentée, était probablement recouverte d'un bord corné.*

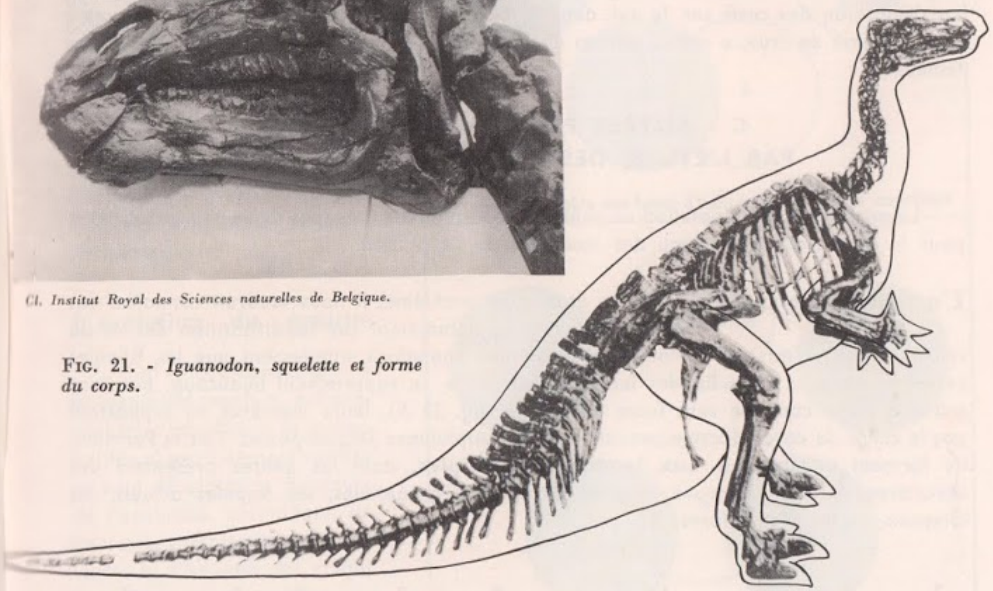


FIG. 21. - *Iguanodon, squelette et forme du corps.*

de traces de vagues littorales. Elles ont permis de reconstituer l'allure de ce Reptile : position de repos avec les deux pattes postérieures et la queue formant trépied, marche lente où la queue affleure à peine le sol, course où la queue ne laisse aucune trace. Les déplacements des bipèdes de cette série sont donc différents de ceux des bipèdes de la série des Sauripelviens comme le Tyrannosaure ; la différence de constitution du bassin le faisait prévoir.

On voit la grande diversité des formes de ce groupe de Reptiles terrestres ; signalons

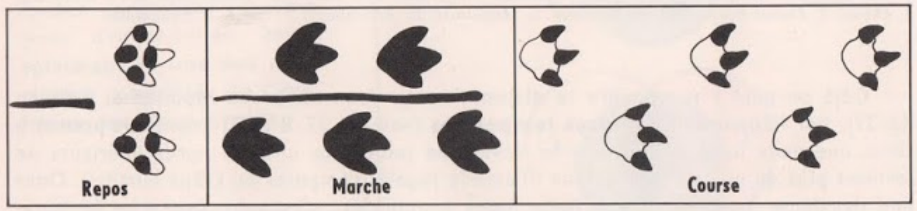


FIG. 22. - *Traces d'Iguanodon.*

un autre genre de documents fournis par les Dinosauriens. Les « grès à Reptiles » des environs d'Aix, datant du Crétacé supérieur, ont fourni les restes de 5 ou 6 espèces de Dinosaures ; on y a découvert depuis 1950 d'énormes gisements d'œufs ; la structure des coquilles, différente de celle des Oiseaux (cela est dû à la disposition des glandes sécrétant les cristaux de carbonate de calcium), a permis de les attribuer à ces Reptiles. La disposition des œufs sur le sol, dans le cas où la ponte a été rapidement envahie par un limon de crue, a même permis de reconstituer le mode de ponte des Dinosaures femelles !

C - AUTRES PROBLÈMES SOULEVÉS PAR L'ÉTUDE DES REPTILES SECONDAIRES

Le problème de l'adaptation ne peut être le seul étudié à propos de ce groupe essentiel pour la bonne compréhension des modalités de l'évolution.

L'origine du groupe Pour bien étudier ce problème, il nous faudrait connaître des détails anatomiques, notamment sur la disposition des os du crâne, ce qui n'est pas de notre programme. Rappelons simplement que les Reptiles primitifs, apparus à la fin des temps carbonifères, se rapprochent beaucoup, par leur crâne à voûte continue sans fosse temporale (fig. 23 A), leurs membres ne supportant pas le corps, la corde dorsale persistante, des Amphibiens Stégocéphales. Dès le Permien, ils forment un **groupe aux tendances multiples,** dont les genres présentent des caractères que l'on retrouve séparés chez les Stégocéphales, les Reptiles actuels, les Oiseaux, ou les Mammifères.

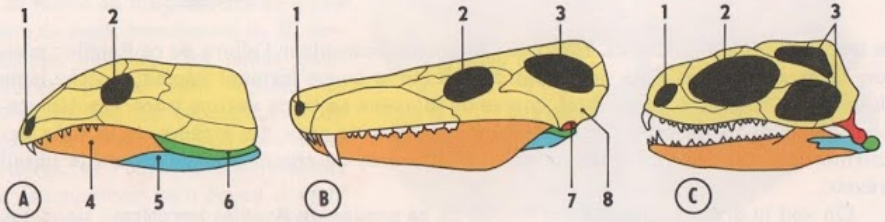


FIG. 23. - *Types de crânes de Reptiles. A. Crâne de Cotylosaurien (type primitif). B. Crâne de Cynognathus (crâne à une fosse temporale). C. Crâne de Sphénodon ou Hattéria (crâne à deux fosses temporales). 1. Narine. 2. Orbite. 3. Fosses temporales. 4. Dentaire. 5. Angulaire. 6. Articulaire. 7. Carré. 8. Squamosal.*

Déjà on peut y reconnaître la **disjonction** en deux séries (se reporter au tableau fig. 27), par l'apparition de **fosses temporales** (voir fig. 23, B et C) : dans une première série, une seule fosse se forme et se développe jusqu'à ce que ses bords inférieurs ne forment plus qu'un seul pont osseux : l'arcade jugale (comparer au crâne humain). Dans une deuxième tendance, il y a deux fosses temporales ; c'est cette deuxième tendance qui se retrouve dans tout le foisonnement des Reptiles secondaires, et qui persiste chez les Reptiles actuels et les Oiseaux.

Les Reptiles de la première tendance, apparus les premiers, semblent constamment refoulés par l'extension des Reptiles à deux fosses temporales, et finiront par disparaître en plein Secondaire. Mais, au moment de leur extinction, ils comprennent des formes si proches des Mammifères que l'on peut penser que c'est dans cette série qu'il faut chercher la souche de cette dernière classe.

L'évolution du groupe

Tout en conservant le type fondamental reptilien, des possibilités d'adaptation (« potentialités ») extrêmement variées se sont développées au cours de l'évolution, permettant, on l'a vu, de coloniser des milieux variés et d'adopter des modes de vie radicalement différents.

Les Reptiles fossiles nous offrent l'exemple d'un groupe qui évolue dans les différentes directions permises par ses propres potentialités (fig. 24) et par les milieux qu'il rencontre. Certains de ces types convergèrent vers d'autres formes provenant d'autres types d'organisation. **Nous saisissons là une des principales modalités de l'évolution des êtres vivants.**

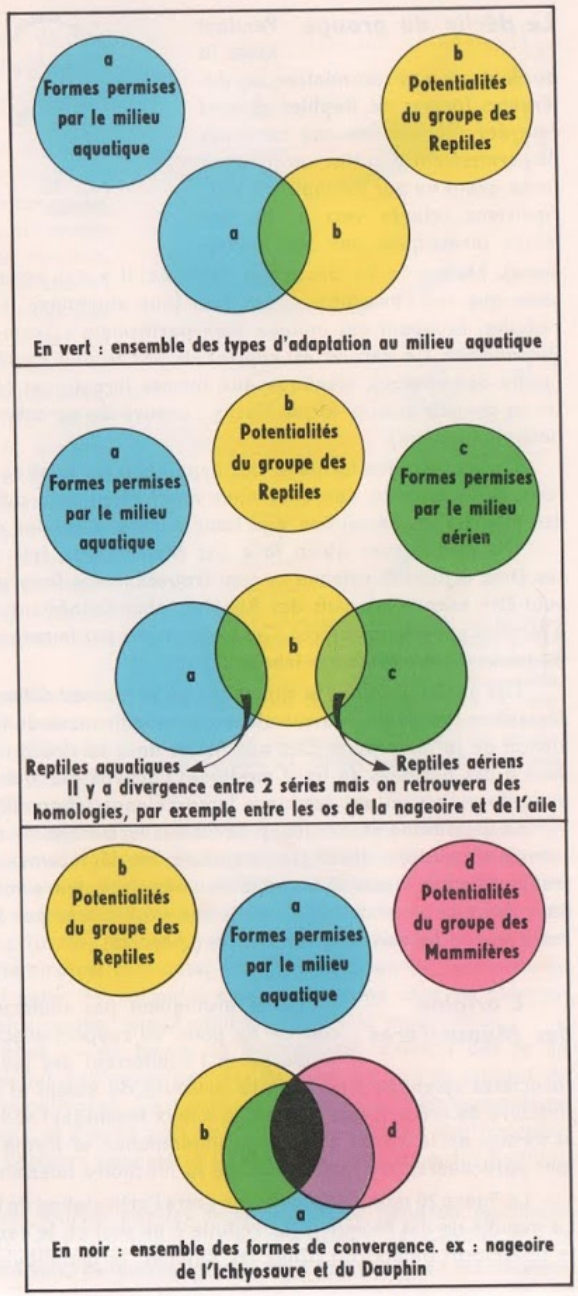


FIG. 24. - *Schéma montrant quelques importantes modalités de l'évolution précisées par l'étude des Reptiles fossiles.*

Le déclin du groupe Pendant toute la durée des temps secondaires, les différentes formes de Reptiles se sont relayées : à mesure que certaines disparaissaient d'autres surgissaient (nous avons vu par exemple les Sauripelviens relayés vers la fin des temps jurassiques par les Avipelviens). Mais à la fin des temps crétacés, il y eut extinction sans remplacement de telle sorte que sur l'ensemble des ordres (une vingtaine), il n'en reste que cinq, aux formes réduites, occupant des milieux bien particuliers : Tortues, Serpents, Lézards, Crocodiles, Prosauriens. Ce dernier est représenté par le seul Hattéria (fig. 25) de Nouvelle-Zélande (genre Sphénodon), identique aux formes jurassiques (entre celles-ci et l'espèce actuelle, on ne connaît aucune forme fossile : preuve du caractère fragmentaire de nos documents paléontologiques).

FIG. 25. - *Sphénodon ou Hattéria de Nouvelle-Zélande.*

On ne peut que formuler des hypothèses au sujet de cette extinction. Nous en signalerons quelques-unes, car elles nous montreront déjà différentes tendances interprétatives des théories de l'évolution que nous aurons à étudier au dernier chapitre.

On peut penser qu'en face des Mammifères, très actifs, au développement rapide, ces êtres à activité ralentie se sont trouvés moins favorisés dans la lutte pour l'existence ; peut-être encore les œufs des Reptiles, abandonnés sur le sol, servaient-ils de nourriture à certains petits Mammifères. Ces explications par la concurrence vitale sont, nous le verrons, de tendance darwinienne (chap. 28).

Des variations dans le climat ont pu se trouver défavorables à des êtres sans véritable régulation thermique, ou entraîner des modifications de la flore, d'où, peut-être, une raréfaction de la nourriture. Des anomalies dans la structure des coquilles des œufs semblent dues à des périodes de froid modifiant l'activité glandulaire. Cet appel à l'action primordiale du milieu est une tendance lamarckienne (chap. 28).

Le gigantisme de beaucoup de formes terminales de séries peut provoquer des dysharmonies structurales (effet sur la station, les déplacements) et des troubles physiologiques (rapports entre masse et quantité de nourriture, entre volume des centres nerveux et fonctions de relation et de régulation). Les explications par appel à des mécanismes internes marquent la tendance mutationniste (chap. 28).

L'origine des Mammifères Ils ne se distinguent pas seulement des Reptiles par leur corps couvert de poils, en rapport avec une température constante, leur viviparité et l'allaitement des jeunes. Pour le paléontologiste, les caractères essentiels sont dans la structure du bassin et des membres, et surtout dans la structure du crâne (pièce souvent la mieux fossilisée) : réduction du nombre des os, volume et formes de la cavité crânienne, implantation et forme des dents, cavité tympanique, et tout particulièrement articulation de la mâchoire inférieure avec le crâne.

La figure 26 montre l'opposition entre l'articulation de la mâchoire dans les deux classes. La mandibule des Mammifères, réduite à un seul os, le dentaire, s'articule directement avec le squamosal (temporal). Chez les Reptiles, la mandibule comprend en arrière plusieurs

os et s'articule par l'intermédiaire de l'os carré ; chez les Mammifères ces derniers os sont des osselets de l'oreille moyenne. Cette disposition permettait de classer les restes fossiles dans l'une ou l'autre classe. Il y avait là, disait-on, un exemple de discontinuité de l'évolution et il paraissait difficile de concevoir des intermédiaires ; ni la mâchoire, ni l'oreille n'auraient été en état de remplir leur fonction, et cela pendant de nombreuses générations !

La solution a été apportée à la fois par deux ordres de découvertes récentes. La paléontologie découvre un crâne de Reptile en quelque sorte à double articulation : le développement du dentaire d'une part (fig. 26 B), du squamosal d'autre part supplée à l'articulation articulo-carrée. Devenant fonctionnelle, cette nouvelle articulation peut libérer les autres os pour leur évolution ultérieure : l'animal pouvait manger, et n'était pas sourd ! La zoologie étudiant un embryon de Marsupial (Mammifère primitif) montre une disposition analogue (fig. 26 D), qui disparaît chez l'adulte.

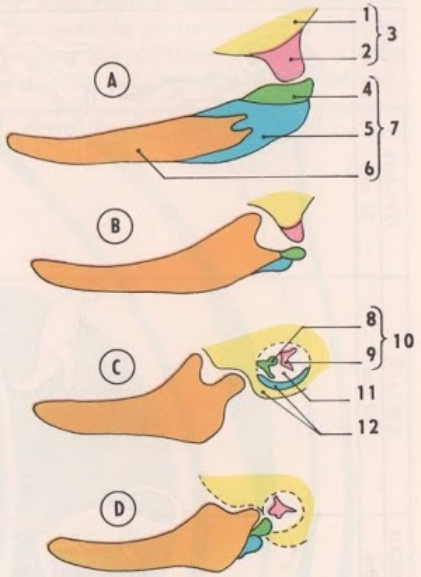
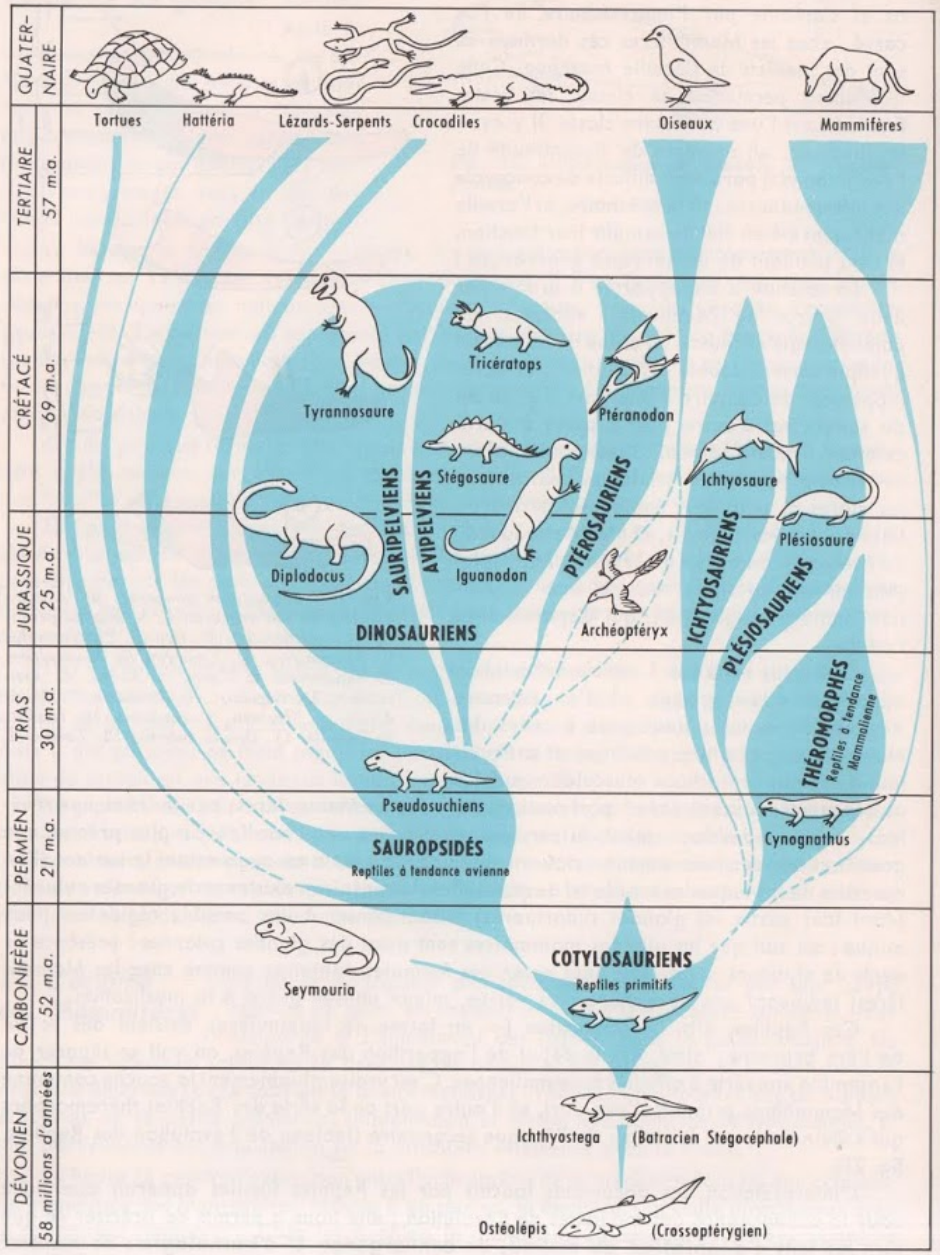


FIG. 26. - *Structures comparées de la mandibule et de son articulation.* A. *Reptile primitif (Cotylosaurien).* B. *Reptile Théromorphe.* C. *Mammifère.* D. *Embryon de Mammifère.* 1. *Squamosal.* 2. *Carré.* 3. *Crâne.* 4. *Articulaire.* 5. *Angulaire.* 6. *Dentaire.* 7. *Mandibule.* 8. *Marteau.* 9. *Enclume.* 10. *Osselets de l'oreille.* 11. *Oreille interne.* 12. *Temporal.*

Ce Reptile au crâne à double articulation appartient à un groupe où l'on retrouve d'autres dispositions analogues à celles des Mammifères : ceinture pelvienne et articulation du fémur ; insertions musculaires sur les os des membres montrant un port analogue à celui des Mammifères ; cavité crânienne révélant un grand développement du cervelet, c'est-à-dire une coordination plus précise, une grande sûreté des mouvements ; cloisons de la cavité nasale en augmentant la surface (l'un des rôles de la muqueuse nasale est de réchauffer l'air inspiré), existence de glandes cutanées (dont font partie les glandes sudoripares) faisant penser à une possible régulation thermique ; on sait que les glandes mammaires sont aussi des glandes cutanées ; présence de dents de plusieurs sortes (on peut noter des formules dentaires comme chez les Mammifères) indiquant une nourriture plus variée, mieux utilisée grâce à la mastication.

Ces Reptiles, dits Théromorphes (= en forme de Mammifère), existent dès la fin de l'ère primaire ; ainsi, dès le début de l'apparition des Reptiles, on voit se séparer de l'ensemble une série à affinités mammaliennes. C'est vraisemblablement la souche commune des Mammifères primitifs d'une part, et d'autre part de la série des Reptiles théromorphes qui s'éteindra avant le milieu de l'époque secondaire (tableau de l'évolution des Reptiles, fig. 27).

L'interprétation des documents fournis par les Reptiles fossiles apparaît essentielle pour la connaissance des modalités de l'évolution : elle nous a permis de préciser ce que sont les faits d'**adaptation au milieu,** de **convergence** et d'**homologie ;** de montrer



comment un groupe peut se **diversifier,** à partir d'un **type structural** fondamental, épanouissant toutes ses **potentialités ;** de voir au cours du déroulement des époques géologiques les groupes se **relayant** dans l'occupation des différents milieux, et enfin comment un groupe peut s'épanouir à une époque donnée, peupler les différents milieux, puis régresser, s'éteindre, laissant parfois des formes **reliques** qui persistent longtemps ; enfin comment les découvertes, comblant certains hiatus, permettent de concevoir une **continuité de l'évolution.**

◀ Fig. 27. - *Tableau montrant les grandes lignes de l'évolution des Reptiles.*

Cl. Jeanbor

FIG. 1. - *Portrait de Cuvier.*

L'ÉVOLUTION D'UN GROUPE À L'ÈRE TERTIAIRE : LES MAMMIFÈRES

Après le grand retrait des océans, qui caractérise la fin du Crétacé, la mer revient de nouveau occuper les régions qu'elle avait abandonnées : cette transgression marque le début de l'ère tertiaire. Les plissements des chaînes alpines (Pyrénées, Alpes, Carpathes, Himalaya...) restreignent le domaine marin, si bien qu'à la fin de la période, l'aspect des continents diffère peu de celui qu'offre l'époque actuelle.

La flore tertiaire est marquée par l'extension et la diversification des plantes à fleurs ; la flore est d'abord à peu près identique partout, mais l'évolution des climats entraîne des variations ; en particulier, au milieu de la période, les éléments tropicaux les plus typiques commencent à s'éliminer de nos régions, où apparaissent des forêts d'arbres à feuilles caduques qui alternent avec d'immenses prairies de Graminées, tandis que dans les régions nordiques de grandes forêts de Conifères ont donné de vastes gisements de lignite où l'on trouve l'ambre, résine fossile dans laquelle des Insectes sont englués et parfaitement conservés.

FIG 2. - *Calcaire à Nummulites.*

Cl. M. C. Noailles

Les faunes d'Invertébrés sont peu différentes des faunes actuelles. On notera la disparition des Ammonites et des Bélemnites, et l'épanouissement d'un groupe de Protozoaires : les Nummulites (fig. 2) qui se sécrètent une sorte de coque calcaire (cette coque a la forme d'une pièce de monnaie — d'où le nom — ou d'une lentille) ; leur diversité est extrême, des formes microscopiques aux formes géantes (certaines atteignent un diamètre de 12 centimètres, ce qui est extraordinaire pour des Protozoaires); leur accumulation a formé des bancs calcaires dont l'épaisseur peut être considérable. Leur importance est telle, que la première partie de l'ère tertiaire a reçu le nom de « Nummulitique ».

*Chez les Vertébrés, nous avons déjà signalé que la plupart des groupes de Reptiles disparaissent ; l'ère tertiaire est avant tout l'**ère des Mammifères.** C'est dans l'évolution de cette classe que nous trouverons l'objet de notre étude. Parmi eux les Primates sont déjà présents (voir chap. 27). Deux points arrêteront notre attention. En premier lieu, la faune des Mammifères du gypse de Montmartre : son étude par Cuvier marque vraiment l'origine de la science paléontologique. Ensuite la série des ancêtres du Cheval, que nous choisissons parmi d'autres séries dont l'évolution pourrait être aussi intéressante à observer (les Éléphants, par exemple, ou les Rhinocéros, ou encore les Ruminants), car c'est elle qui nous fournit les documents les plus nombreux ; ces documents, ou leurs moulages, sont très répandus dans nos musées et nos collections. Pour mieux mettre en valeur les caractéristiques de cette série évolutive, nous la ferons précéder par une rapide étude d'un groupe paléontologique tout différent : les Condylarthres.*

A - LES MAMMIFÈRES DU GYPSE DU BASSIN DE PARIS

La naissance de la paléontologie

Vers le milieu du Tertiaire, le bassin de Paris était couvert de vastes lagunes ; l'évaporation a déposé là des masses importantes de gypse, actuellement exploitées à la grande carrière de Cormeilles-en-

Parisis ; il existait d'importantes carrières de gypse dans Paris, sur la colline de Montmartre. L'exploitation de ces carrières a mis au jour de nombreux restes de Mammifères qui avaient péri ensevelis ou noyés dans les eaux sursalées des lagunes en voie d'évaporation. C'est par l'étude de ces fossiles que Cuvier a pu faire de la paléontologie une science et formuler des règles qui guident toujours les recherches et les interprétations des paléontologistes modernes.

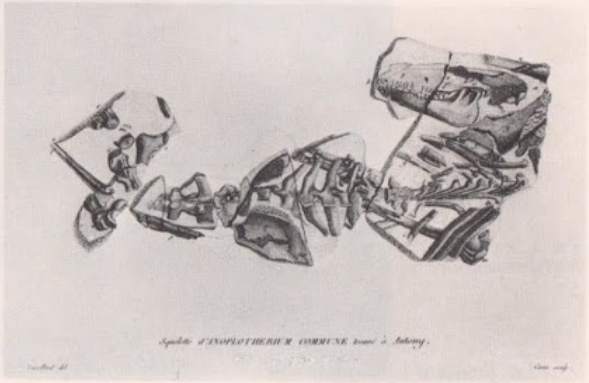
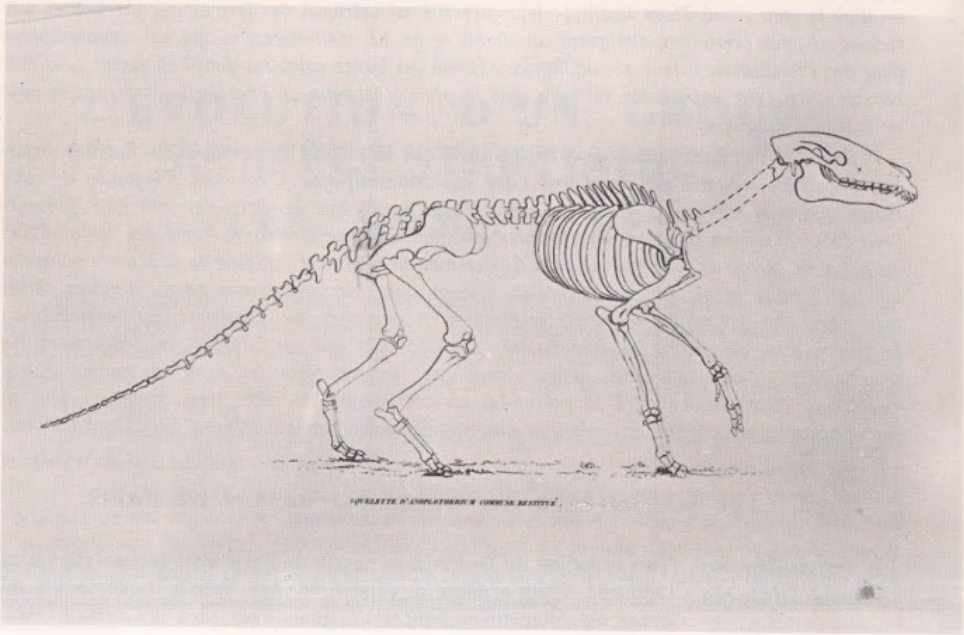


FIG. 3. - *Dessins extraits de l'ouvrage « Ossemens fossiles » de Cuvier. En haut, le squelette tel qu'il a été trouvé ; en bas, reconstitution par Cuvier.*

Cl. Muséum National d'Histoire Naturelle



Georges Cuvier (fig. 1), né en 1769 à Montbéliard, s'est trouvé préparé à l'analyse minutieuse des restes fossiles qui lui parviennent (vers 1802) par ses études de zoologie, dissections, descriptions, dessins exécutés avec une patience inlassable, puis ses travaux d'anatomie comparée, exposés dans ses leçons au Muséum d'Histoire Naturelle et au Collège de France. Ses travaux de paléontologie ont été publiés en 1812 et 1813 dans les « Recherches sur les Ossemens fossiles où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces ». Ce livre est l'un de ces écrits essentiels pour la méthode scientifique, où l'on voit un savant retracer la genèse de ses propres découvertes.

Cuvier se trouvait devant une diversité de pièces osseuses et de dents, « débris mutilés et incomplets de quelques centaines de squelettes appartenant à vingt sortes d'animaux » ; il avait à les rassembler ; « il fallait que chaque os allât retrouver celui auquel il devait tenir ».

Pour se faire une bonne idée de la méthode de travail de Cuvier, il convient de lire les pages de son livre consacrées aux « Quadrupèdes pachydermes découverts dans les carrières de plâtre des environs de Paris », ou tout au moins les larges extraits qu'en donnent des ouvrages comme celui de J. Piveteau, « Images des mondes disparus » ou de A. Senet, « l'Homme à la recherche de ses ancêtres ». Donnons simplement une idée de sa méthode de travail.

Il applique d'abord le **principe de l'unité de plan** (formulé par Geoffroy-Saint-Hilaire) : tous les animaux appartenant au même type d'organisation (Vertébrés par exemple) sont construits sur le même plan. Ainsi « à la voix de l'anatomie comparée, chaque os, chaque portion d'os reprit sa place » ; mais il va plus loin et formule un principe nouveau : le principe de la corrélation des formes.

Le principe de la corrélation des formes

« Tout être organisé forme un ensemble... dont les parties se correspondent mutuellement et concourent à la même action définitive par une réaction réciproque... ». « Si les intestins d'un animal sont organisés de manière à ne digérer que de la chair, et de la chair récente, il faut aussi que ses mâchoires soient construites pour dévorer une proie, ses griffes pour la saisir et la déchirer ; ses dents pour la couper et la diviser ; le système entier de ses organes du mouvement pour la poursuivre et l'atteindre; ses organes des sens, pour l'apercevoir de loin ; il faut même que la nature ait placé dans son cerveau l'instinct nécessaire pour savoir se cacher et tendre des pièges à ses victimes... La forme de la dent entraîne la forme du condyle, celle des omoplates, celle des ongles, tout comme l'équation d'une courbe entraîne toutes ses propriétés... Toutes les fois qu'on a seulement une extrémité d'os bien conservée, on peut, avec de l'application et en s'aidant avec un peu d'adresse de l'analogie et de la comparaison effective, déterminer toutes ces choses aussi sûrement que si l'on possédait l'animal tout entier. »

Examinons deux dessins extraits de son livre et reproduits figure 3. Le Mammifère reconstitué (en bas) est appelé *Anoplotherium commune* ; relevons quelques phrases de sa description dans le texte de Cuvier, qui montreront dans quel esprit l'auteur passe du document mort à l'animal vivant. « Son énorme queue... lui donnait quelque chose de la stature de la Loutre, et il est très probable qu'il se portait souvent comme ce carnassier sur et dans les milieux marécageux ; mais ce n'était point sans doute pour y pêcher... notre

Anoplothérium étant herbivore » (ce qui est montré par ses molaires à crêtes d'émail usées comme celles des Rhinocéros) ; « il allait donc chercher les racines et les tiges succulentes des plantes aquatiques... d'après ses habitudes de plongeur et de nageur, il devait avoir le poil lisse comme la Loutre... il n'est pas vraisemblable qu'il ait eu de longues oreilles qui l'auraient gêné dans son genre de vie aquatique... »

La figure 4 représente le squelette complet de *Paleotherium magnum* trouvé postérieurement aux travaux de Cuvier; on a placé au-dessous la reconstitution de Cuvier afin qu'on puisse la comparer avec le squelette réel et en constater l'exactitude, et aussi la reconstitution des formes de l'animal, toujours d'après les mêmes principes : « La brièveté des os nasaux indique la présence d'une petite trompe préhensile », etc.

Cl. Muséum d'Histoire naturelle de Lyon

Cl. Jeanbor

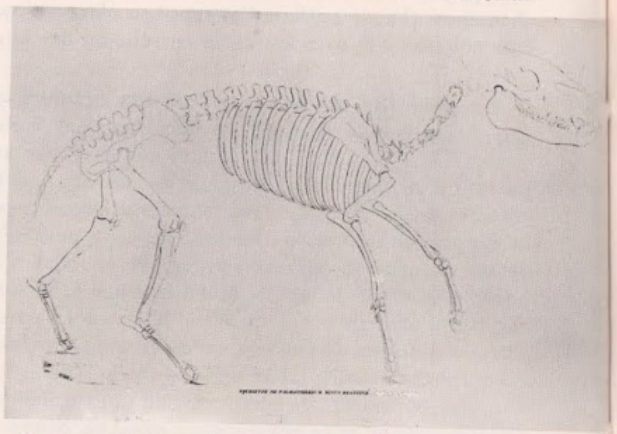


FIG. 4. - *Paleotherium magnum, squelette et reconstitution donnée par Cuvier.*

Ce principe n'est pas toujours en accord avec les faits, notamment lorsqu'on considère les fossiles des groupes primitifs : nous avons vu, dans le chapitre précédent, que des Amphibiens et des Reptiles primitifs unissent des caractères normalement séparés dans des groupes distincts ; la notion même de type synthétique, ou d'espèce intermédiaire, s'oppose au principe de la corrélation des formes. L'étude des Reptiles fossiles nous a montré comment on reconstitue les parties non fossilisées et le genre de vie en suivant ce principe des corrélations (relire notamment le paragraphe sur l'origine des Mammifères dans le chapitre précédent).

B - UN « GROUPE STRUCTURAL » : LES CONDYLARTHRES

Le Phénacodus Le Phénacodus (fig. 5), découvert par le paléontologiste américain Cope en 1888, fut alors considéré comme l'ancêtre de tous les animaux à sabots. La taille est celle du Renard.

La denture, à 44 dents, est complète (c'est le nombre maximal de dents des vrais Mammifères). Les dents, à courtes racines, sont à croissance limitée ; la couronne des molaires présente des tubercules ; cette denture traduit un régime omnivore.

Les membres sont à 5 doigts bien développés, le médian plus que les autres : l'axe d'appui du corps passe par ce doigt médian ; les métacarpiens et carpiens (et de même pour le tarse), les phalanges munies d'ongles élargis ont la même disposition que chez les animaux à sabots ; la marche est plantigrade.

L'étude de la cavité crânienne montre que le cerveau était petit et les différentes parties de l'encéphale disposées en série.

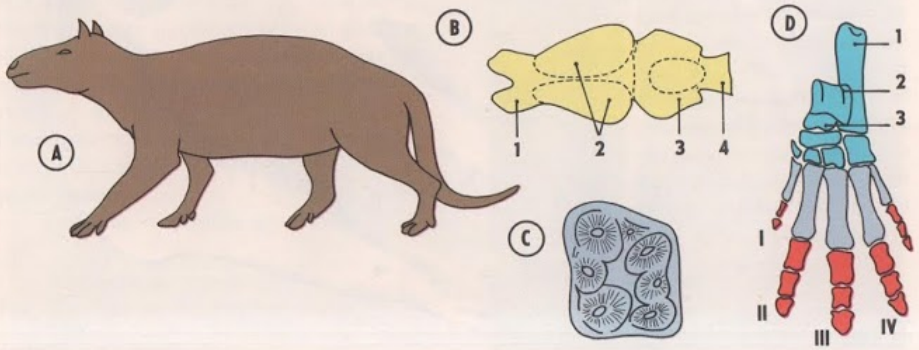
Tout cela indique un **type peu spécialisé,** aux caractères à la fois primitifs et composites que l'on retrouve, séparés, dans des ordres différents d'Ongulés (Équidés, Porcins, Tapiridés).

Toutefois, deux faits montrent qu'il ne peut être la souche des Ongulés (c'est-à-dire des animaux à sabots) comme on l'avait pensé. D'une part, à l'époque du Phénacodus vivaient déjà les formes ancestrales des Équidés. D'autre part, l'articulation des os du tarse est très typique, proche de celle des Équidés par le condyle d'articulation de l'astragale (nom du groupe : Condylarthres); mais la tête de l'astragale est convexe chez le Phénacodus, alors qu'elle est concave transversalement chez les Équidés).

Il est cependant probable que des Condylarthres plus primitifs encore représentent la souche commune de ces genres plus tardifs et des divers groupes d'Ongulés.

D'autres types, mais digitigrades, ont été trouvés, présentant des caractères analogues, notamment ceux du condyle de l'astragale. Ce groupe est donc un **groupe structural :** il

FIG. 5. - *Phénacodus.* A. *Animal reconstitué.* B. *Encéphale, moulage endocrânien (1. Lobe olfactif. 2. Hémisphères cérébraux. 3. Cervelet. 4. Bulbe).* C. *Une molaire supérieure (couronne multituberculée).* D. *Squelette du pied gauche (1. Calcanéum. 2. Astragale. 3. Condyle d'articulation).*



ne représente pas une lignée évolutive ; il réunit des types qui peuvent être à l'origine de différentes lignées, ou qui au contraire se sont éteints sans descendance. C'est un **groupe synthétique.**

On y avait primitivement placé le genre Hyracothérium dont nous allons parler ; mais la découverte de formes intermédiaires l'a fait placer à la base de la série des Équidés.

C - ÉVOLUTION D'UN GROUPE DE MAMMIFÈRES TERTIAIRES LES ANCÊTRES DU CHEVAL

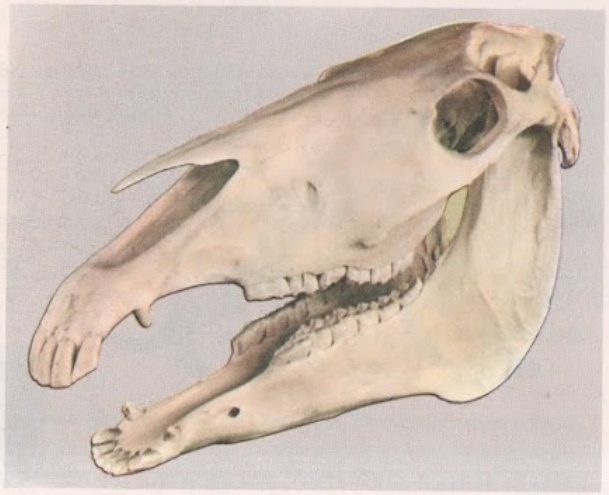
Nous venons de voir qu'un type autrefois placé dans le groupe primitif des Condylarthres est maintenant considéré comme à l'origine de la lignée des Équidés. Pour mieux comprendre les motifs de cette interprétation, ainsi que le sens général de l'évolution de la série, il nous faut commencer par rappeler les traits caractéristiques de la constitution du Cheval actuel.

Le Cheval actuel Il forme, avec l'Ane, le Zèbre et quelques espèces voisines, le genre Equus, **genre actuellement unique** de la famille des Équidés. Quels sont les traits essentiels de ce gros herbivore ?

1° La tête et la denture. La nourriture végétale (tiges, feuilles et graines des plantes des prairies et des steppes), aux substances nutritives encloses dans des parois cellulosiques, ne peut être attaquée par les sucs digestifs que préalablement mise à nu par l'activité de dents broyeuses ; peu nutritive, elle doit être absorbée en abondantes quantités ; les feuilles des Graminées, plantes les plus répandues de ces pâturages, ont souvent des épidermes silicifiés qui usent rapidement les surfaces triturantes. L'examen de la tête osseuse du Cheval nous montre comment est résolu ce problème de l'alimentation (fig. 6).

La tête, portée par un cou allongé, présente une partie faciale très développée par rapport à la partie crânienne : l'allongement des mâchoires donne une place importante à la denture. Les incisives forment par leur ensemble une pince coupante ; les canines, réduites, n'existent que chez le mâle ; les molaires (fig. 7) présentent une large surface broyeuse : table d'usure à croissants d'émail aux replis complexes ; on ne peut distinguer les prémolaires des molaires ; le fût est élevé ; les racines largement ouvertes indiquent une croissance continue qui compense une usure rapide. Cette denture ne comporte que 36 dents (40 chez le mâle avec les canines). Nous interprétons ces faits en disant : la denture présente une **adaptation au régime herbivore et granivore.**

Cl. Vallin



X 1/6

FIG. 6. - *Squelette de la tête du Cheval.*

2° Les membres (fig. 8). Ces animaux, qui à l'état sauvage vivent en troupeaux dans de grandes steppes herbeuses, se déplacent rapidement, tant pour la recherche de la nourriture et de l'eau que pour fuir leurs ennemis : les carnivores. Des parcours rapides et étendus sont une nécessité. Examinons la structure des membres.

La main, ou le pied, sont relevés, dans le prolongement de la patte : l'animal marche sur l'extrémité des doigts, il est onguligrade ; de plus, les os des parties terminales sont longs : ces dispositifs allongent le membre et permettent de grandes foulées. A chaque membre il n'y a qu'un seul doigt, protégé par un sabot ; le métatarse (ou le métacarpe) est représenté par un seul os, avec deux étroits stylets latéraux ; les articulations, en poulies, favorisent les mouvements antéro-postérieurs. Nous voyons enfin que le deuxième article du membre présente un seul os développé (radius ou tibia) ; l'autre (cubitus ou péroné) est réduit et plus ou moins soudé au précédent : c'est normalement la rotation de ces deux os l'un sur l'autre qui est en rapport avec les mouvements latéraux (voir par exemple sur l'avant-bras humain la rotation du radius sur le cubitus) ; l'impossibilité de cette rotation ne permet donc que les mouvements antéro-postérieurs.

Tous ces dispositifs accroissent la

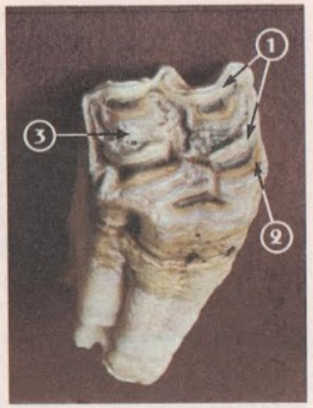


FIG. 7. - *Une molaire supérieure du Cheval.* 1. *Crêtes d'émail.* 2. *Ivoire.* 3. *Cément.*

Clichés Vallin

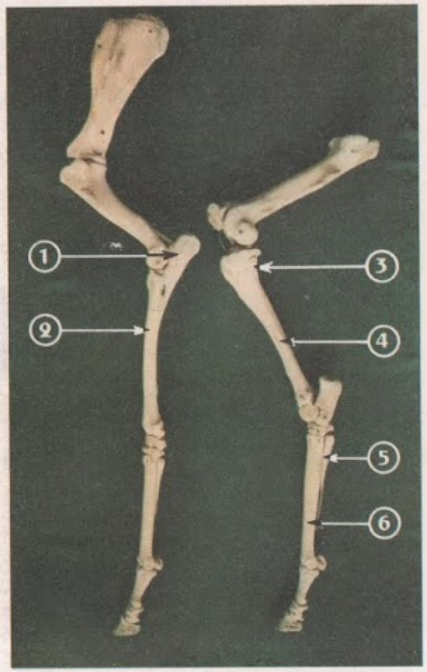


FIG. 8. - *Squelette des membres du Cheval.* 1. *Cubitus.* 2. *Radius.* 3. *Péroné.* 4. *Tibia.* 5. *Stylet.* 6. *Os canon.*

solidité, la puissance, la souplesse des membres, allongent les foulées : c'est une meilleure **adaptation à la course ;** mais seuls les mouvements antéro-postérieurs sont possibles : il y a **réduction des possibilités** d'utilisation des membres.

3° **La taille,** relativement grande, peut être considérée, elle aussi, comme un caractère adaptatif ; on sait que les surfaces croissent comme les carrés, et les volumes comme les cubes des dimensions ; la surface par kilogramme de poids est donc plus faible quand la taille s'accroît, d'où une moindre déperdition de chaleur ; comme chez les animaux à température constante une grande partie de la nourriture est consacrée au maintien de la température, on conclut que le rendement est meilleur quand la taille est plus grande. On peut y voir d'autres avantages : rapidité plus grande des déplacements, masses musculaires plus importantes, donc force plus grande.

Le Cheval actuel nous apparaît donc comme un type très spécialisé.

L'Hyracothérium ou Eohippus

Ce petit animal (fig. 9), que nous avons déjà signalé en parlant des Condylarthres, vivait au début des temps tertiaires. La taille variait de celle du Chat à celle du Renard.

La tête présente une face légèrement plus longue que le crâne ; la région cérébrale est réduite. Le cerveau, très primitif, ressemble à celui de Phénacodus. La disposition des os du nez, étroits, à échancrure nasale prononcée, fait supposer l'existence d'une lèvre supérieure très mobile (tendance vers la lèvre supérieure préhensile du Cheval, ou vers la courte trompe du Tapir ou du Paléothérium).

La formule dentaire est complète avec 44 dents ; les canines sont fortes et pointues ; les molaires présentent des tubercules comme ceux des Condylarthres, mais certains ont tendance à se fusionner en crêtes. Le régime devait être omnivore, mais plutôt végétarien.

Les membres (fig. 9 et 10) allongés ont un radius et un cubitus, un tibia et un péroné, nettement distincts ; l'axe d'appui passe par le doigt médian III, mais les doigts II et IV reposent

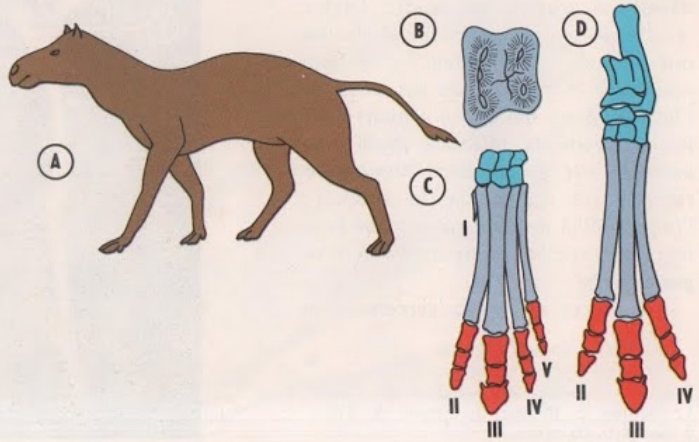


FIG. 9. - *Hyracothérium.* A. *Animal reconstitué.* B. *Une molaire supérieure.* C. *Main.* D. *Pied.*

à terre ; à la main on ne trouve pas de trace vraiment notable du pouce. Les doigts sont soutenus par un coussinet qui supporte le poids du corps (fig. 10).

Cette description pourrait s'appliquer presque aussi bien à des Condylarthres ou même à certains Insectivores et d'autres Ongulés ; mais on a noté certaines tendances nettes vers le type Équidé ; la structure de l'articulation de l'astragale et du calcanéum est en particulier celle que nous retrouverons dans toute la série. **Éohippus est vraiment original et progressif.**

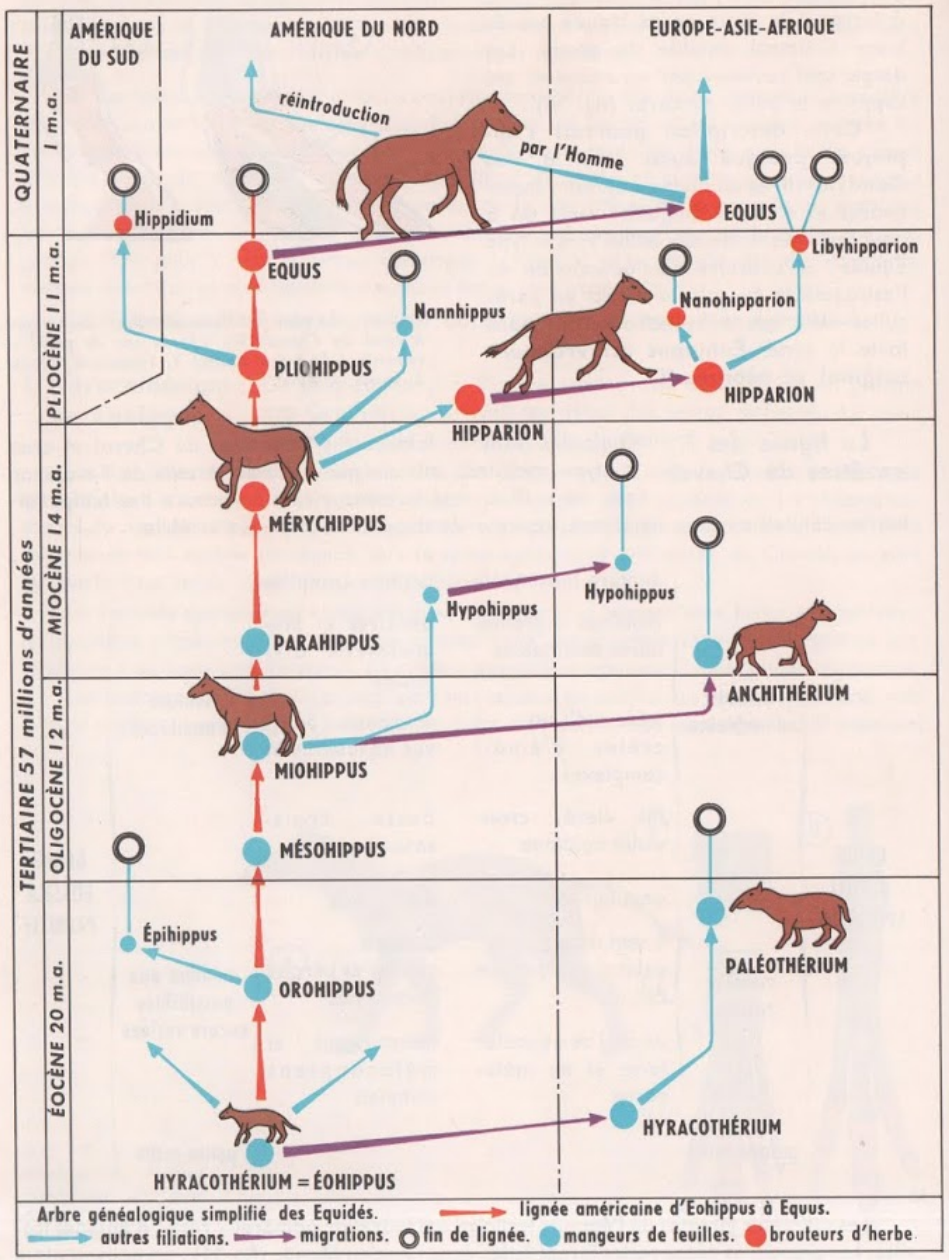
FIG. 10. - *Le pied de l'Hyracothérium* (A) *comparé à celui du Cheval* (B). *(Pieds vus de profil et ramenés à la même taille.)* 1. *Coussinet fibreux.* 2. *Ongle ou sabot.*

La lignée des ancêtres du Cheval

Opposons dans un tableau les caractères du Cheval et ceux du type ancestral, afin de mieux saisir le sens de l'évolution qui, du petit animal forestier vivant à l'aurore des temps tertiaires, conduit au gros herbivore, coureur de steppes, de l'époque actuelle.

GENRE ACTUEL SPÉCIALISÉ	denture d'herbivore	denture incomplète	denture complète	denture d'omnivore	GENRE FOSSILE PRIMITIF
		molaires et prémolaires semblables	molaires et prémolaires distinctes		
		table d'usure à crêtes d'émail complexes	couronne pourvue de tubercules		
		fût élevé, croissance continue	basse, croissance limitée		
	membre coureur	onguligrade	digitigrade	membre aux possibilités encore variées	
		1 seul doigt cubitus et péroné réduits	5 doigts cubitus et péroné développés		
		un seul os au métatarse et au métacarpe	métatarsiens et métacarpiens complets		
	grande taille			petite taille	

Les différents terrains de l'époque tertiaire ont fourni de nombreux restes d'Équidés fossiles. Les premières découvertes furent faites dans l'Ancien Monde (fig. 11) ; on pouvait alors



décrire une série de quatre genres, d'autant plus éloignés du Cheval actuel qu'ils étaient plus anciens, reliés par une certaine progression, mais qui se faisait par sauts brusques. On pouvait penser que le Cheval (Equus) descendait de l'Hipparion (on voit que l'insuffisance de documents peut conduire à des interprétations erronées). Les découvertes des fossiles américains ont fourni une série beaucoup plus complète, et l'on a pu montrer que les genres européens proviennent de migrations à partir des centres de dispersion des genres américains, d'où les apparentes discontinuités. C'est donc dans la série américaine que nous suivrons la lignée des Équidés, qui s'étend depuis le début du Tertiaire, avec le genre Éohippus, jusqu'au Cheval actuel (réintroduit par l'Homme en Amérique où il avait disparu) pendant environ 60 millions d'années, c'est-à-dire, estime-t-on généralement, sur 15 à 20 millions de générations.

Examinons successivement les documents concernant la denture et les membres : la figure 12 dispose côte à côte les documents dans l'ordre chronologique, ce qui permet de suivre la direction de leur évolution.

Dès le premier coup d'œil, nous voyons l'accroissement de la **taille,** dont nous avons déjà signalé le caractère adaptatif.

L'évolution de la **denture** est surtout suivie avec les molaires : la fusion des tubercules des molaires des Équidés primitifs entraîne la formation de crêtes d'émail dont le dessin se complique ; l'élargissement des racines montre que l'on passe de dents à croissance limitée à des dents à croissance continue ; le fût s'élève ; ainsi peut se former une « table d'usure » où les replis d'émail très durs, en relief, constituent une surface broyeuse, d'autant plus grande que les mâchoires prennent un plus grand développement ; les prémolaires sont devenues semblables aux molaires. Ainsi, les petits omnivores ont fait place aux mangeurs de feuilles et de bourgeons, puis aux brouteurs d'herbe.

Les **membres** montrent une réduction du nombre des doigts : le doigt médian, le seul qui soit fonctionnel, se développe en longueur et solidité ; les autres se réduisent ; les stylets du Cheval actuel, bien que jouant un rôle particulier dans les insertions ligamentaires, nous apparaissent comme des vestiges, **homologues** des doigts II et IV, c'est-à-dire des **organes rudimentaires** (cf. chap. 26). Le pied de l'Hyracothérium (fig. 10), comme celui de ses descendants jusqu'au Mesohippus, est soutenu par un coussinet qui supporte tout le poids du corps ; puis se développe un mécanisme de détente, à mesure que le coussinet se perd, disposition qui est réalisée complètement dès le Mérychippus. Les ligaments croissent et se renforcent. Une autre nécessité mécanique résulte de l'accroissement du poids et de la nouvelle structure du pied, de la vitesse de la course et du mécanisme de détente : c'est la modification du tarse, où l'astragale, qui supporte tout le poids, s'articule sur une base solide (fig. 13). On peut saisir aussi la réduction du cubitus et du péroné, le relèvement du membre, l'élongation des segments terminaux : dispositifs qui accroissent l'efficacité et la longueur des foulées.

Notons que l'encéphale peut être, lui aussi, suivi dans son évolution, grâce aux moulages endocrâniens dont une étude systématique a été récemment poursuivie : nous avons

FIG. 11. - *Arbre généalogique simplifié des Équidés.*

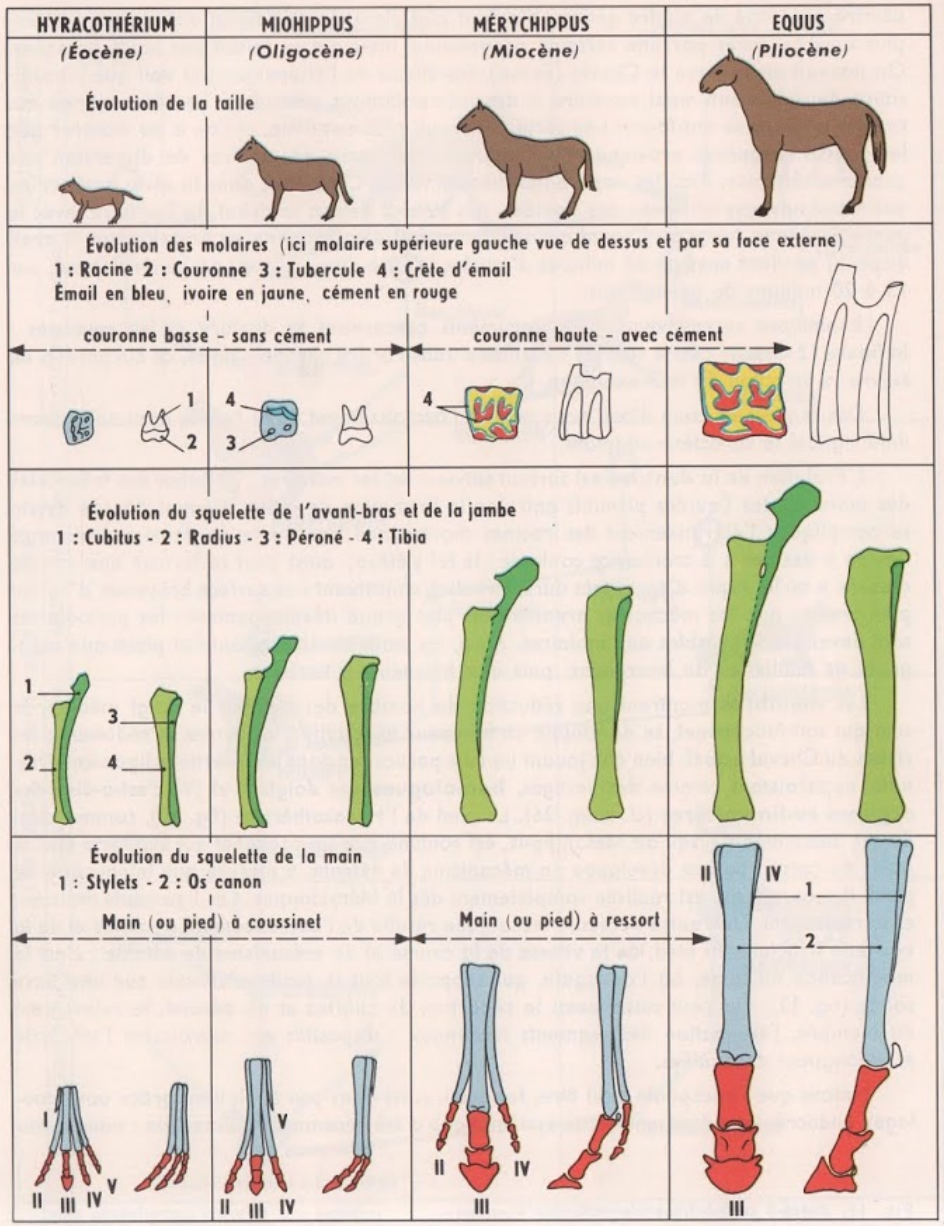


FIG. 12. - *Évolution de la taille, des molaires, du squelette des membres chez les Équidés.*

FIG. 13. - *Articulation du tarse chez Mérychippus (à comparer avec la figure 9, C et D).*

vu chez Éohippus, comme chez Phénacodus, les différentes parties disposées en série. On peut suivre dans la suite des genres l'extension progressive des hémisphères cérébraux, qui recouvrent le cervelet et les lobes olfactifs, et réalisent enfin des circonvolutions cérébrales : les réactions volontaires doivent progressivement prendre de l'importance par rapport aux réflexes instinctifs. Le cervelet augmente sa complication, permettant une meilleure coordination, une plus grande précision des mouvements.

Interprétations et conclusions

L'histoire des Équidés est un document de valeur exceptionnelle, nous rappelant des aspects déjà étudiés précédemment. Elle nous montre de plus, avec une impressionnante précision, comment deux types, opposés en quelque sorte par leur structure et leur genre de vie, se relient par une **série d'intermédiaires.** Entre deux termes voisins de la série, les différences de caractères ne dépassent pas l'ampleur de celles qui séparent deux genres voisins d'une même famille. On est donc en droit d'admettre l'existence de rapports de filiation entre ces types : on a là une **lignée évolutive.**

Malgré une très grande différence entre le type original et le type terminal de la série, nous avons pu trouver chez le premier des **tendances** annonçant l'évolution ultérieure : l'Hyracothérium nous paraissait déjà « engagé » dans la série des Équidés.

Cette évolution s'est faite par addition de petites variations, en elles-mêmes souvent peu importantes, mais qui se produisent toujours dans le même sens : il y a là ce qu'on appelle une **évolution progressive ;** ces transformations marquent une **spécialisation** de plus en plus grande, une **adaptation** (on emploie aussi l'expression d'évolution orthogénétique ; mais le terme d'orthogenèse a été parfois lié à certaines théories explicatives).

Enfin, cette évolution est en accord avec celle du climat et de la flore, c'est-à-dire du milieu : c'est au cours de l'ère tertiaire que les forêts font place sur de grandes étendues à de vastes prairies de Graminées que parcourent les troupeaux d'herbivores.

Toutefois, notons bien que nous avons simplifié la présentation de cette lignée ; examinons le tableau de la figure 11 ; bien qu'il soit lui-même très schématisé, il fait apparaître quelques précisions.

A diverses reprises, on assiste, autour d'un des types que nous avons étudié, à une diversification d'autres rameaux qui évoluent selon leurs potentialités propres ; tels sont par exemple les Paléothériums en Europe au début du Tertiaire

Cl. Vallin

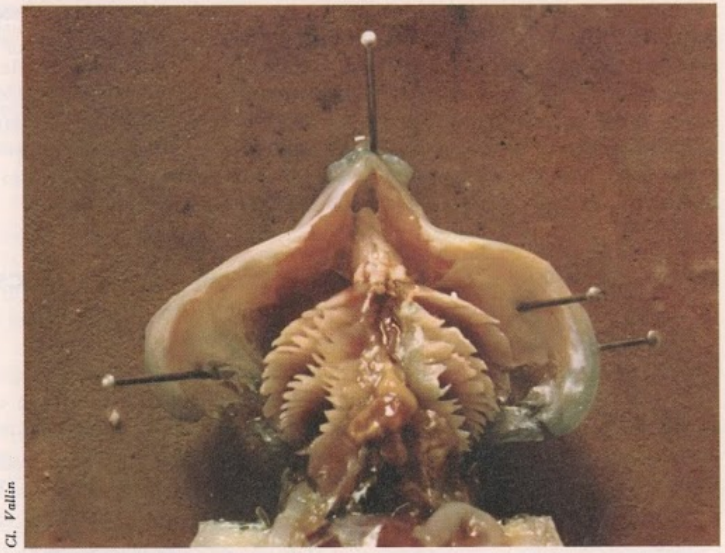
FIG. 14. - *Main de l'Hipparion.*

(reprendre au début de ce chapitre le dessin et la description de Cuvier), l'Hypohippus, « Cheval des forêts », dont les molaires à couronne basse et crêtes d'émail accusées semblent faire un mangeur de feuilles, les Hipparions, tridactyles [fig. 14] (donc semble-t-il en retrait par rapport à la direction générale de l'évolution de la lignée), mais dont les replis des molaires sont plus complexes que ceux du Cheval (donc sur ce point plus progressifs). Ces diversifications, autour de formes typiques, parfois émigrées loin du centre de dispersion, forment ce qu'on appelle des **radiations évolutives.**

Quelques autres noms ont été portés intentionnellement sur ce tableau : Nannhippus, Nannohipparion ; noms qui évoquent des formes naines. A chaque époque il y eut des formes de toutes tailles (actuellement les Poneys d'Islande). L'accroissement de taille signalé n'a qu'une valeur statistique; il en est de même pour les autres caractères.

Nous avons étudié séparément les tendances évolutives de la denture, des membres, de la taille. Si nous les rapprochons de la chronologie stratigraphique, nous voyons que dès l'Éocène les prémolaires sont molarisées (ont pris le même aspect que les molaires) ; la forme de la couronne évolue vite : dès le Miocène elle a en gros l'allure actuelle (mise à part l'évolution particulière de Hypohippus). Par contre le pied évolue à peine au début du Tertiaire ; puis avec Mérychippus nous avons signalé un changement important; le passage à un doigt ne se fait que tardivement et rapidement à partir de Pliohippus. La considération de ces vitesses d'évolution est importante dans la recherche des mécanismes possibles de l'évolution.

Signalons enfin une question de méthode. Si les neuf genres choisis parmi beaucoup d'autres, comme constituant la lignée évolutive normale, l'ont été en raison de la continuité régulière des formes, peut-on dire qu'il y a là une preuve de la continuité de l'évolution ? Ce ne serait évidemment pas possible, mais d'autres considérations interviennent : géographie et stratigraphie des gisements par exemple ; de plus, ce qui est impressionnant, c'est que de telles séries sont connues dans d'autres lignées que nous aurions pu choisir, et aussi chez les Invertébrés, et encore chez les Végétaux.



Cl. Vallin

FIG. 1. - *Le cœur et la cavité branchiale du Gardon.*

QUELQUES FAITS ACTUELS SUGGÉRANT L'IDÉE D'ÉVOLUTION

La paléontologie nous a permis de constater que la vie est d'abord apparue sous des formes simples qui se sont compliquées progressivement. L'étude des organismes actuels ne peut-elle pas contribuer aussi à suggérer l'idée d'évolution ? N'est-il pas possible de retrouver l'empreinte des transformations subies, en comparant l'anatomie d'un appareil dans la série des Vertébrés, en suivant les variations d'un organe hypertrophié ou rudimentaire dans les diverses formes d'un groupe, en examinant la place des parasites dans le monde vivant ? Nous verrons que dans tous les cas, il faudra faire appel à l'embryologie, intimement liée à l'anatomie.

I. ANATOMIE COMPARÉE ET ÉVOLUTION

Pendant longtemps, l'anatomie comparée n'a été qu'une accumulation de faits qui, petit à petit, se sont cristallisés autour de l'idée d'évolution. Nous nous limiterons à l'étude de deux appareils, relativement faciles à observer et étroitement solidaires tant du point de vue anatomique que du point de vue physiologique : les appareils circulatoire et respiratoire (1).

(1) L'étude d'un seul de ces appareils, au choix, est exigée par le programme.

Le premier est représenté schématiquement par un double réseau de vaisseaux, endiguant le sang et la lymphe, le sang étant mis en mouvement par la contraction rythmée du cœur. Le réseau centrifuge constitue le système artériel, le réseau centripète correspond au système veineux. Ces deux systèmes sont reliés par les capillaires. L'étude se limitera au système artériel représenté par le cœur et les arcs aortiques, dont la définition sera précisée au début de l'étude pratique. Le deuxième appareil étudié, siège de l'hématose du sang, est représenté le plus souvent soit par des branchies pour les animaux aquatiques, soit par des poumons pour les animaux aériens.

A - ANATOMIE COMPARÉE DU CŒUR ET DES ARCS AORTIQUES dans la série des Vertébrés

Étude pratique Pour distinguer plus facilement les vaisseaux sanguins, on utilise une méthode qui consiste à y injecter une substance colorée : précipité de chromate de plomb en suspension ou résine. Après avoir mis à nu le cœur par ouverture du péricarde, repérons le ou les ventricules avant de pratiquer une petite incision à ce niveau. Laissons se vider partiellement l'appareil circulatoire avant d'introduire la pointe d'une canule solidaire d'une seringue remplie de la substance choisie, et poussons alors lentement le piston de la seringue.

1° Le Gardon.

Le Gardon servira de référence pour la « comparaison » et nous ne dissocierons pas l'appareil circulatoire de l'appareil respiratoire.

Pour observer ces appareils, placer l'animal le dos sur le liège de la cuvette. Faire une boutonnière dans la paroi abdominale en avant de la papille ano-génito-urinaire. Enfoncer la sonde cannelée sous la peau et la couche musculaire, jusqu'à l'extrémité ventrale des opercules. Inciser sur la ligne médiane longitudinale. Au niveau des opercules, prolonger la fente operculaire par deux incisions, rabattre et fixer opercules et volets de la paroi abdominale (fig. 1).

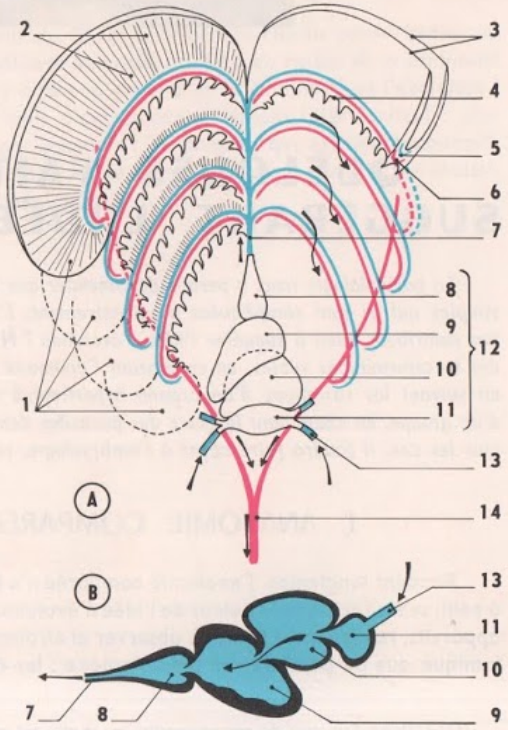


FIG. 2. - *Le cœur du Gardon (face ventrale (A) ; coupe verticale schématique (B) et schéma de la circulation branchiale (A). 1. Branchies en partie sectionnées. 2. Filaments branchiaux. 3. Lamelles branchiales. 4. Arc osseux avec épines (arc branchial). 5. Artère afférente. 6. Artère efférente. 7. Tronc artériel, aorte ventrale. 8. Bulbe artériel. 9. Ventricule. 10. Oreillette. 11. Sinus veineux. 12. Cœur. 13. Veine. 14. Aorte dorsale. Les flèches indiquent le trajet du sang.*

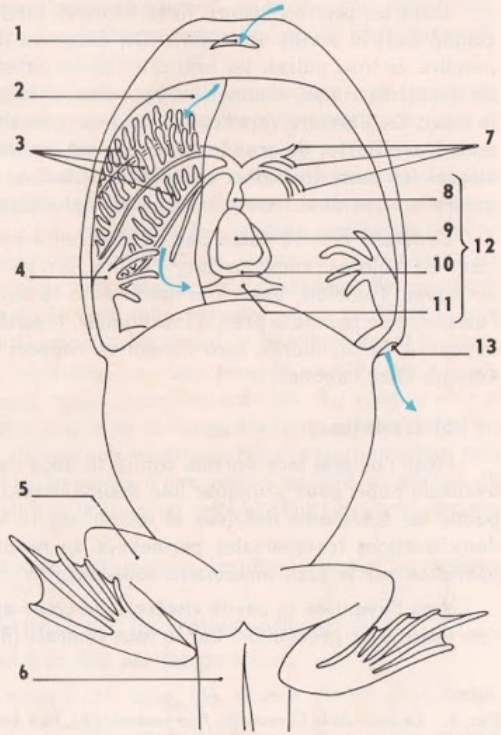


FIG. 3. - *Cœur et branchies du têtard de Grenouille verte. 1. Bouche. 2. Toit de la cavité branchiale. 3. Branchies. 4. Patte antérieure. 5. Patte postérieure. 6. Queue. 7. Artères afférentes aux branchies. 8. Bulbe artériel. 9. Ventricule. 10. Oreillette. 11. Sinus veineux. 12. Cœur. 13. Spiracle. Les flèches correspondent au trajet du courant d'eau qui baigne les branchies.*

Les opercules limitent extérieurement la cavité branchiale, qui communique avec la bouche. Cette cavité renferme **4 paires de branchies.**

En arrière des branchies, à la limite de la tête et du tronc, se trouve le cœur, formé de trois parties (fig. 2 et 8 A) : **l'oreillette,** d'un rouge foncé, reçoit le sang d'un **sinus veineux** et coiffe le **ventricule,** de couleur rose, prolongé lui-même par le **bulbe artériel,** piriforme, blanchâtre.

Ce bulbe (fig. 2) se continue par un vaisseau, le tronc artériel, ou aorte ventrale, qui émet de chaque côté 4 artères se rendant aux arcs branchiaux correspondants et qui constituent **les arcs aortiques.** Ces artères afférentes aux branchies se capillarisent ; le sang s'hématose et, à la sortie des branchies, se collecte dans 4 artères efférentes qui se réunissent dans deux troncs confluant pour donner naissance à l'aorte dorsale.

Le cœur du Gardon est donc formé de cavités grossièrement en ligne. Il ne renferme que du sang « noir » qui est envoyé dans les branchies pour se charger d'oxygène et se débarrasser de son gaz carbonique.

2° La Grenouille.

L'animal adulte est amphibie, mais le têtard a une vie exclusivement aquatique. Nous étudierons donc successivement ces deux états.

a) Le têtard.

Nous choisirons de préférence le têtard de la Grenouille verte, dont la taille permet une étude facile. Pour la dissection, nous prendrons le têtard au stade « pattes postérieures venant de sortir ».

Dans un premier temps, fixer l'animal sur le dos et découper un plastron musculo-cutané dans la moitié antérieure. On découvre (fig. 3) des houppes de couleur rose, au nombre de trois paires, les branchies, et les pattes antérieures entièrement formées. Dans un deuxième temps, éliminer les branchies et le toit de la cavité branchiale pour observer le cœur. De l'arrière vers l'avant, on trouve **le sinus veineux,** d'un rouge vif, qui se jette dans **l'oreillette,** de grande taille. Elle est cachée en partie par **le ventricule,** rose pâle, auquel fait suite **le bulbe artériel.** Du bulbe, sortent deux troncs qui se ramifient en quatre artères dont trois d'entre elles sont afférentes aux branchies.

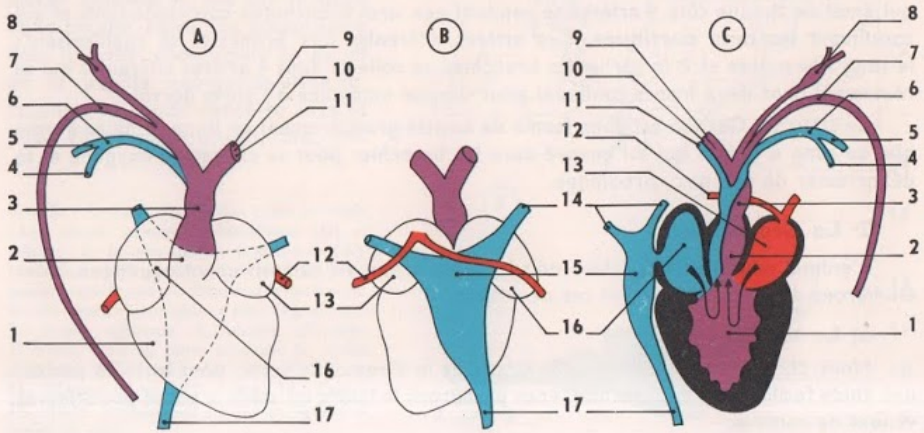
Le têtard montre assez peu de différence avec ce qui a été vu sur le Gardon : son cœur est toujours rempli de sang « noir », son système artériel est constitué par quatre arcs aortiques. Toutefois, une observation dans la cavité abdominale permettrait de constater l'existence de poumons prêts à fonctionner. Précisément, le quatrième arc aortique (fig. 8), dépourvu de capillaires, sera bientôt en rapport avec les poumons qui deviendront fonctionnels chez l'adulte.

b) **L'adulte.**

Fixer l'animal face dorsale contre le liège de la cuvette, soulever la peau un peu en avant du pubis pour pratiquer une boutonnière. Introduire une sonde cannelée jusqu'à la pointe du maxillaire inférieur et inciser sur la ligne médiane. Au niveau des membres, deux incisions transversales permettent de rabattre les volets de peau. Faire la même opération sur le plan musculaire sous-jacent.

Vers l'avant de la cavité viscérale, le cœur apparaît enveloppé de son péricarde que l'on incise avec précaution. Sur la face ventrale (fig. 4 A), le cœur montre **deux oreillettes**

FIG. 4. - *Le cœur de la Grenouille, face ventrale* (A), *face dorsale* (B) *et coupe schématique* (C). 1. *Ventricule.* 2. *Bulbe artériel.* 3. *Tronc artériel.* 4. *Artère pulmonaire.* 5. *Artère cutanée.* 6. *Artère pulmo-cutanée.* 7. *Arc aortique.* 8. *Carotide.* 9. *Rampe carotidienne.* 10. *Rampe aortique.* 11. *Rampe pulmo-cutanée.* 12. *Veines pulmonaires.* 13. *Oreillette gauche.* 14. *Veines caves supérieures.* 15. *Sinus veineux.* 16. *Oreillette droite.* 17. *Veine cave inférieure.*



violacées, **un ventricule** de couleur rouge d'où part, à droite, **un bulbe** plus blanchâtre, visible obliquement sur l'oreillette droite. Ce bulbe se continue, après rétrécissement, par deux courts troncs artériels étroitement accolés.

Sur la face dorsale (fig. 4 B), **le sinus veineux** triangulaire, où convergent les veines caves, débouche dans l'oreillette droite, alors que deux veines pulmonaires arrivent à l'oreillette gauche.

L'injection permet de constater que le double tronc artériel est intérieurement divisé en six conduits **(3 arcs aortiques de chaque côté).** La première paire, la plus interne, correspond aux **carotides ;** la deuxième paire représente **les crosses aortiques** gauche et droite qui, après recourbement, envoient des ramifications, avant de se rejoindre en arrière du cœur (fig. 8 D), la troisième paire, la plus externe, est à destination des poumons et de la peau **(artères pulmo-cutanées).** En fait, cette dernière paire est l'homologue de la quatrième paire d'arcs aortiques du Gardon ou du têtard, la troisième ayant disparu.

De grandes transformations se sont produites. Le cœur possède en effet deux oreillettes : l'oreillette gauche remplie de sang rouge, l'oreillette droite, de sang « noir » (fig. 4 C). Certes, le ventricule unique fait craindre un mélange des sangs, mais cela est en partie évité par la présence de profonds diverticules ventriculaires et une contraction non synchrone des oreillettes. Par ailleurs, le jeu combiné d'une valvule spirale, au niveau du bulbe, et des cloisons du tronc artériel fait que le sang est refoulé dans l'appareil circulatoire en trois fractions :

— Du sang « impur » (surtout) est envoyé aux organes respiratoires par les artères pulmonaires ;
— Du sang « mélangé » est envoyé au tronc par les crosses aortiques ;
— Du sang oxygéné (surtout) est envoyé à la tête par les carotides.

Le cœur est traversé par deux « types » de sang. Un double circuit s'est établi, mais il est encore très imparfait.

3° La Couleuvre.

L'animal étant fixé le ventre en l'air, pratiquer une petite boutonnière vers le milieu du corps et inciser la paroi musculo-cutanée suivant la ligne médiane ventrale jusqu'au niveau de la tête. Étaler et épingler.

Le cœur, très allongé, est dissymétrique. Il est formé (fig. 5 A) **d'un ventricule** blanchâtre et de **deux oreillettes** de couleur rouge, situées en avant (l'oreillette droite étant plus grande que l'oreillette gauche). Entre les deux oreillettes, un tronc commun correspond en fait à un ensemble d'artères. On peut, dans ce cas précis, se dispenser de l'injection, car les principaux vaisseaux sont facilement visibles, l'encombrement des viscères étant assez faible.

Du tronc commun se détachent, plutôt dorsalement, **les artères pulmonaires** correspondant à la **4e paire d'arcs aortiques.** L'artère pulmonaire droite est bien développée, la gauche l'est beaucoup moins, car elle se rend à un poumon atrophié. En avant des oreillettes, **les crosses aortiques,** représentant **la 2e paire d'arcs aortiques** (fig. 8 E), se détachent à gauche et à droite. De la crosse droite part le tronc carotidien qui se bifurque pour donner **les carotides,** première paire d'arcs aortiques. En arrière du cœur, les crosses se fusionnent pour former l'aorte.

Sur la face dorsale (fig. 5 B), trois veines caves convergent pour déboucher dans l'oreillette droite ; le sinus veineux est mal individualisé. Comme un des poumons est très réduit, une seule veine pulmonaire arrive à l'oreillette gauche. Sur cette face, on peut mieux observer la naissance des artères pulmonaires appliquées contre le cœur.

Les différences sont assez minimes par rapport aux observations faites sur la Grenouille. Cependant, il faut noter que le ventricule (fig. 5 C), dont la paroi épaisse forme des anfractuosités, est intérieurement partagé par une cloison incomplète qui empêche dans une certaine mesure le mélange des sangs. L'orifice qui subsiste se situe à la partie antérieure de la masse ventriculaire.

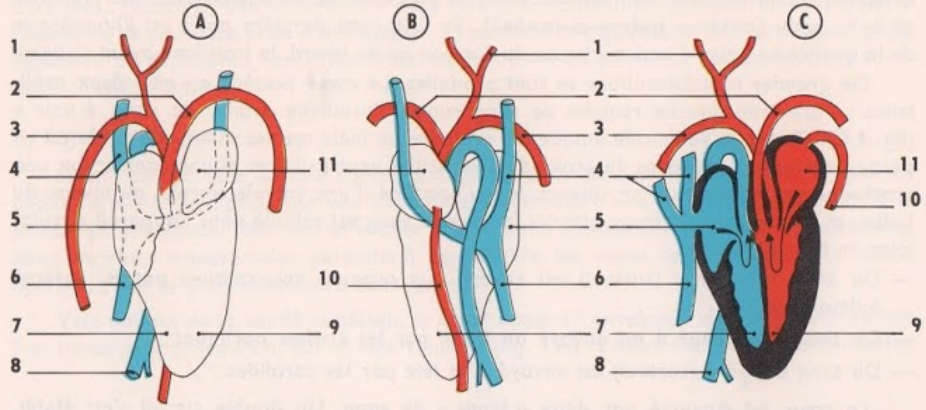


FIG. 5. - *Le cœur de la Couleuvre, face ventrale* (A), *face dorsale* (B) *et coupe schématique* (C). 1. *Carotides.* 2. *Crosse aortique gauche.* 3. *Crosse aortique droite.* 4. *Veines caves supérieures.* 5. *Oreillette droite.* 6. *Veine cave inférieure.* 7. *Ventricule droit.* 8. *Artère pulmonaire.* 9. *Ventricule gauche.* 10. *Veine pulmonaire.* 11. *Oreillette gauche.*

4° Le Pigeon.

L'animal étant débarrassé de ses plumes au niveau du cou et du ventre, inciser la peau suivant la ligne médiane, puis suivant deux perpendiculaires. Détacher la peau en prenant des précautions à la base du cou. Avec le scalpel, enlever les muscles pectoraux de part et d'autre du bréchet pour séparer le sternum des côtes en remontant vers les épaules. A ce niveau, détacher les os de la ceinture pour tirer délicatement le bouclier thoracique, d'arrière en avant.

A la base du cou, après avoir éliminé le péricarde, on peut observer le cœur (fig. 6 A). **Les oreillettes** à paroi mince, d'un rouge sombre, précèdent une **masse ventriculaire** rose.

Étant donné la taille de l'animal, les vaisseaux sont suffisamment gros pour que l'injection soit superflue, mais cette technique a l'avantage de permettre une meilleure observation de l'origine des artères.

Vers la partie antérieure du cœur, entre les deux oreillettes, le plus gros vaisseau

décrit une courbe très fermée, à droite. C'est **la crosse aortique unique,** homologue des deux crosses rencontrées dans les exemples étudiés jusqu'à présent (2e paire d'arcs aortiques) [fig. 8 G]. Cette crosse donne naissance à deux troncs qui semblent sortir directement du cœur. Ces troncs, dits brachiocéphaliques, se ramifient et sont à l'origine, entre autres, des **carotides (1re paire d'arcs aortiques).** Cachée en partie par la crosse aortique, **l'artère pulmonaire (4e paire d'arcs aortiques)** se divise en deux branches. De nombreux vaisseaux convergent vers le cœur mais sont plus visibles sur la face dorsale (fig. 6 B) : trois veines caves confluent en direction de l'oreillette droite, les veines pulmonaires aboutissent à l'oreillette gauche.

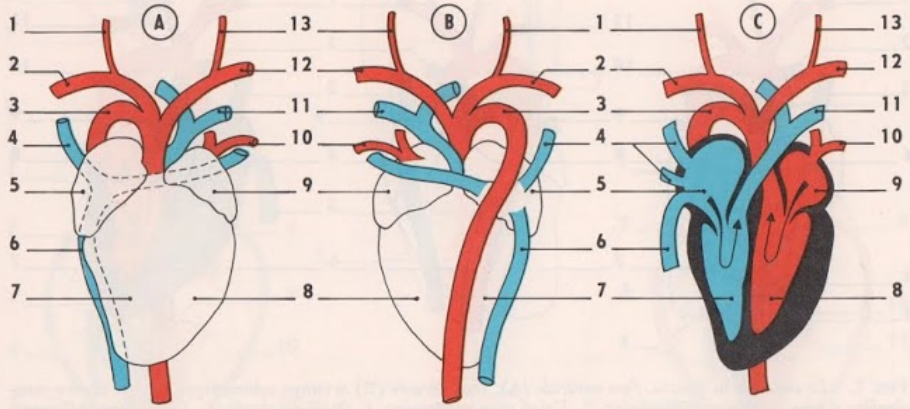


FIG. 6. - *Le cœur du Pigeon, face ventrale* (A), *face dorsale* (B) *et coupe schématique* (C). 1. *Carotide droite.* 2. *Artère sous-clavière droite.* 3. *Crosse aortique (droite).* 4. *Veines caves supérieures.* 5. *Oreillette droite.* 6. *Veine cave inférieure.* 7. *Ventricule droit.* 8. *Ventricule gauche.* 9. *Oreillette gauche.* 10. *Veines pulmonaires.* 11. *Artère pulmonaire.* 12. *Artère sous-clavière gauche.* 13. *Carotide gauche.*

Cette observation nous a amené à isoler le cœur ; l'étude se terminera par une section transversale au niveau de la masse ventriculaire. La coupe montre l'existence de **deux cavités,** les ventricules, qui présentent une grande dissymétrie dans l'épaisseur de leur paroi. Le ventricule gauche, à paroi épaisse (fig. 6 C), chasse le sang oxygéné dans la crosse aortique et de ce fait dans tout le corps de l'animal ; le ventricule droit, à paroi mince, alimente seulement les artères pulmonaires en sang à hématoser. Il existe donc chez le Pigeon un **double circuit** (fig. 8 F) sans mélange des sangs.

5° La Souris.

La technique de dissection a été exposée au début du livre si bien que nous aborderons immédiatement la description du cœur et des vaisseaux de la région cardiaque.

Le cœur ressemble à celui du Pigeon. Sur la face ventrale (fig. 7 A), on retrouve **deux oreillettes** rouge foncé et **une masse ventriculaire** plus claire. Une coupe transversale à ce niveau montrerait, là encore, l'existence d'une cloison interventriculaire, avec la

dissymétrie déjà observée chez les Oiseaux mais moins prononcée. La différence vient surtout du fait que **la seule crosse aortique** est incurvée vers la gauche. Cette artère donne naissance **aux carotides** par l'intermédiaire d'un tronc brachiocéphalique. **L'artère pulmonaire,** bien visible, se bifurque très tôt. Sur la face dorsale (fig. 7 B) apparaît une autre différence : une seule veine cave supérieure au lieu de deux.

La Souris et tous les Mammifères présentent une double circulation (fig. 8 F) aussi parfaite que chez les Oiseaux.

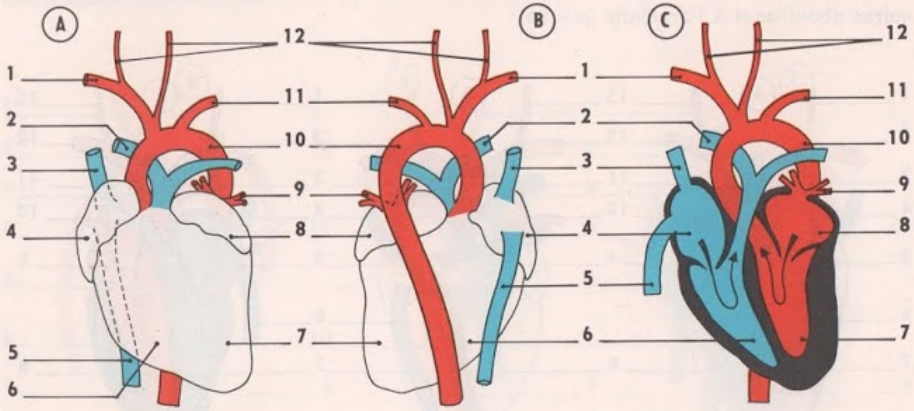


FIG. 7. - *Le cœur de la Souris, face ventrale* (A), *face dorsale* (B) *et coupe schématique* (C). 1. *Artère sous-clavière droite.* 2. *Artère pulmonaire.* 3. *Veine cave supérieure.* 4. *Oreillette droite.* 5. *Veine cave inférieure.* 6. *Ventricule droit.* 7. *Ventricule gauche.* 8. *Oreillette gauche.* 9. *Veines pulmonaires.* 10. *Crosse aortique (gauche).* 11. *Artère sous-clavière gauche.* 12. *Carotides.*

Conclusion à l'étude pratique

Nous pouvons résumer les différentes observations dans une série de schémas (fig. 8).

Le cœur, chez les Poissons, peut être assimilé à un tube présentant des étranglements. Les différents segments, disposés bout à bout, chassent le sang d'arrière en avant à destination des branchies où il sera hématosé. Précisons que cet

FIG. 8. - *Schémas comparatifs de l'organisation du cœur, des arcs aortiques (I, II, III, IV) et de la circulation* (A *et* F) *chez les Vertébrés.* A. La circulation chez un Poisson. 1. *Branchies.* 2. *Aorte ventrale.* 3. *Cœur.* 4. *Veine cardinale postérieure.* 5. *Organes.* 6. *Racines aortiques.* 7. *Aorte dorsale.* B. et C. Cœur et arcs aortiques du Gardon et du têtard de Grenouille. 1. *Carotides.* 2. *Branchies.* 3. *Tronc artériel.* 4. *Bulbe artériel.* 5. *Ventricule.* 6. *Oreillette.* 7. *Sinus veineux.* 8. *Aorte.* D et E. Cœur et arcs aortiques des Batraciens et des Reptiles. 1. *Carotides.* 2. *Crosse aortique droite.* 3. *Artère pulmonaire.* 4. *Veines caves.* 5. *Oreillette droite.* 6. *Ventricule (unique en* D, *partiellement cloisonné en* E). 7. *Aorte.* 8. *Crosse aortique gauche.* 9. *Bulbe artériel.* 10. *Veines pulmonaires.* 11. *Oreillette gauche.* F. La circulation (double circulation) des Oiseaux et Mammifères. 1. *Poumons.* 2. *Artère pulmonaire.* 3. *Cœur droit.* 4. *Veine cave.* 5. *Organes.* 6. *Veines pulmonaires.* 7. *Cœur gauche.* 8. *Aorte.* G et H. Cœur et arcs aortiques des Oiseaux et des Mammifères. 1. *Carotides.* 2. *Artères sous-clavières.* 3. *Crosse aortique (droite chez les Oiseaux, gauche chez les Mammifères).* 4. *Artère pulmonaire.* 5. *Veines caves.* 6. *Oreillette droite.* 7. *Ventricule droit.* 8. *Veines pulmonaires.* 9. *Oreillette gauche.* 10. *Ventricule gauche.*

aspect tubulaire du cœur se rencontre chez tous les embryons de Vertébrés. Nous reviendrons d'ailleurs sur cette uniformité de structure embryonnaire. Quand on s'éloigne de ce type primitif, le cœur subit une flexion et une torsion ; il apparaît une division longitudinale, limitée d'abord à l'oreillette (Grenouille) et qui s'étend ensuite progressivement au ventricule (Reptiles, Oiseaux, Mammifères). Le sinus veineux est petit à petit absorbé par l'oreillette droite et le cône artériel est incorporé au ventricule gauche. Il y a finalement juxtaposition d'un cœur « rouge » et d'un cœur « noir ».

Les arcs aortiques, au nombre de quatre chez la plupart des Poissons, ont chacun une destinée bien précise et il y a une parfaite **homologie** dans la série des Vertébrés :

— Arc aortique 1 - Carotides.

— Arc aortique 2 - Crosses aortiques (double chez les Batraciens et les Reptiles, unique et à droite chez les Oiseaux, unique et à gauche chez les Mammifères).

— L'arc aortique 3 disparaît.

— Arc aortique 4 - Artères pulmonaires.

Ces transformations sont intimement liées à l'évolution de l'appareil respiratoire que nous allons étudier.

B - ANATOMIE COMPARÉE DE L'APPAREIL RESPIRATOIRE dans la série des Vertébrés

Théoriquement, il y a échanges gazeux partout où les téguments sont suffisamment minces et vascularisés, à condition d'être toujours humides. Nous retiendrons les deux grands types rencontrés chez les Vertébrés : branchies, poumons. Au cours des dissections, il est possible d'observer que l'appareil respiratoire est étroitement solidaire du système circulatoire et toujours situé dans son voisinage.

Étude pratique **1° Le Gardon.**

Après avoir enlevé un des deux opercules, on peut détacher une branchie et l'observer à la loupe binoculaire dans un peu d'eau. Chaque branchie (fig. 9 A) est formée de deux rangées de filaments constituant deux lamelles soutenues par un arc osseux portant des petites épines sur son côté concave. En enlevant toutes les branchies, on peut observer un cinquième arc branchial, dépourvu de filaments branchiaux.

2° La Grenouille.

a) **Le têtard.**

Après un court temps de respiration cutanée, le têtard présente des branchies externes remplacées bientôt par **trois paires de branchies internes** recouvertes par un repli cutané, l'opercule. La chambre branchiale s'ouvre à l'extérieur par un orifice situé à gauche : le spiracle. Ces branchies (fig. 9 B) sont de véritables houppes sans soutien squelettique.

b) **L'adulte.**

La dissection nous montre que l'animal ne possède ni cage thoracique ni diaphragme ; les mouvements respiratoires sont de ce fait très limités au niveau du tronc. La glotte (petite

fente longitudinale limitée par des cartilages) se situe en avant de l'œsophage sur le plancher de la cavité buccale. Elle donne accès à une capsule cartilagineuse, le larynx, présentant un orifice pour chaque **poumon.** Il n'y a **ni trachée ni bronches** (fig. 9 C).

Chaque poumon est un simple sac transparent, très élastique, souvent ratatiné derrière le cœur. On peut gonfler les poumons en soufflant dans une pipette introduite dans la glotte. A la surface, on distingue des mailles vasculaires entre lesquelles la paroi forme des saillies polygonales. Un fragment observé à la loupe binoculaire montre des crêtes dessinant des semblants d'alvéoles assez réguliers et des capillaires sanguins accompagnés de chromatophores alignés.

3° La Couleuvre.

L'appareil respiratoire (fig. 9 D) est plus différencié que chez la Grenouille. La glotte protractile (1), qui permet une respiration normale même si la déglutition est pénible, donne accès à un long tube maintenu béant par de nombreux anneaux cartilagineux : la trachée. A la moitié de sa longueur environ, elle disparaît sous deux amas blanchâtres, formés par le thymus, et sous la thyroïde, de couleur brune ; elle passe ensuite sous le cœur avant d'arriver aux poumons. Le poumon gauche est atrophié alors que le poumon droit est très allongé. La bronche droite se ramifie dans la partie antérieure rosée et spongieuse : **c'est le poumon proprement dit**, prolongé par un sac à paroi mince qui sert de réserve d'air ou qui joue un rôle hydrostatique.

La surface du poumon s'est accrue, car elle s'est divisée en vésicules nombreuses pourvues d'**alvéoles ;** l'air circule dans le tissu spongieux périphérique.

4° Le Pigeon.

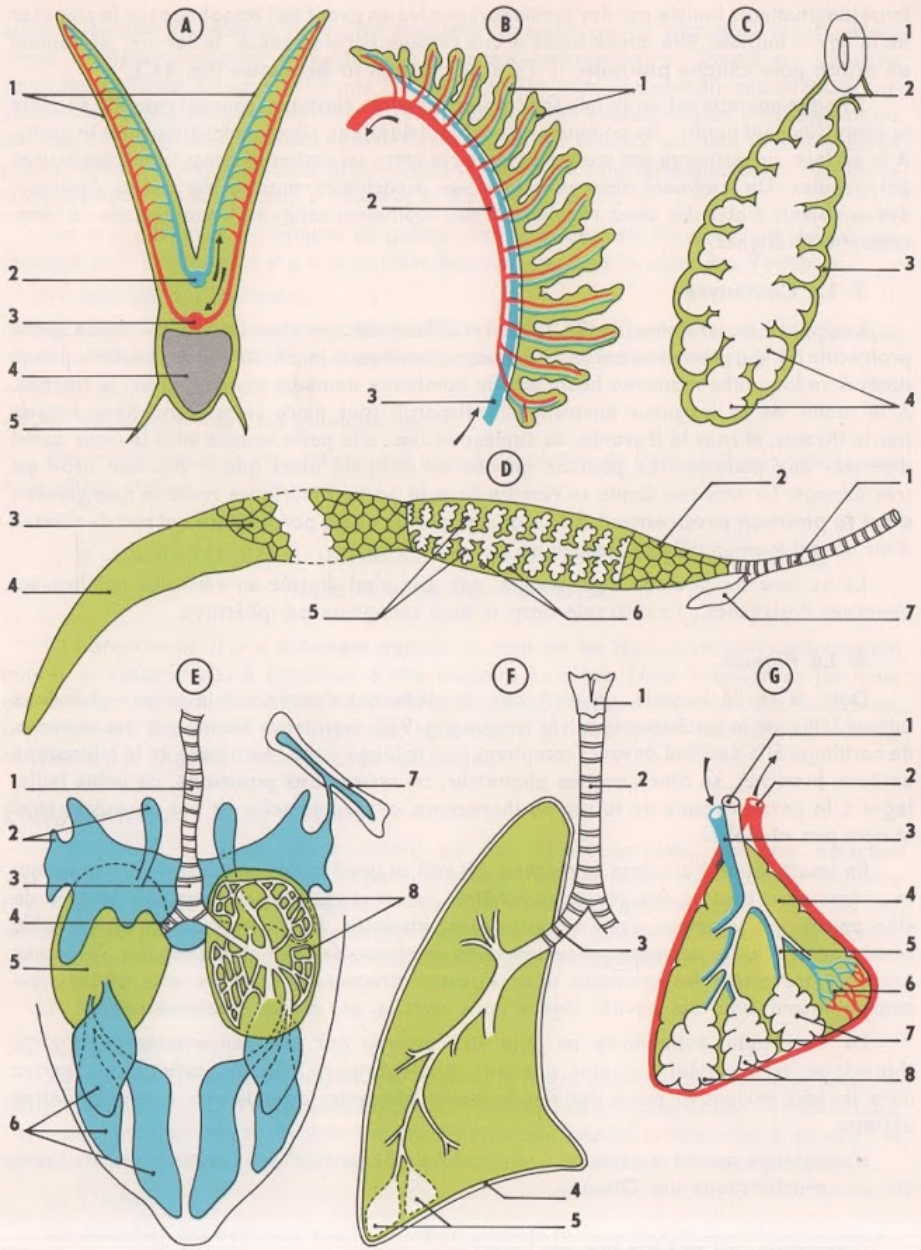
Dans la cavité buccale, on peut voir la glotte qui s'ouvre sur le larynx globuleux auquel fait suite la trachée-artère très longue (fig. 9 E), maintenue béante par des anneaux de cartilage. Elle descend devant l'œsophage tout le long du cou. Au niveau de la bifurcation en deux bronches, se situe l'organe phonateur, ou syrinx. **Les poumons,** de petite taille, logés à la partie dorsale de la région thoracique, adhèrent à elle. Ils ont un aspect strié et **non pas alvéolé.**

En insufflant de l'air dans la trachée, on voit se gonfler des poches transparentes qui se présentaient comme des peaux blanchâtres ; ce sont **les sacs aériens,** au nombre de cinq paires. Les poumons n'ont ni vésicules **ni alvéoles.** L'air circule dans un véritable réseau de capillaires aériens enchevêtrés avec un réseau de capillaires sanguins. Quelques bronches traversent les poumons pour s'ouvrir directement dans les sacs aériens qui communiquent avec des cavités logées dans certains os, dits **os pneumatiques.**

La ventilation pulmonaire ne peut être assurée par les mouvements de la cage thoracique, trop rigide, pas plus que par le diaphragme, très imparfait. L'air arrive dans les sacs aériens et passe par des bronches efférentes dans le réseau de capillaires aériens.

L'adaptation au vol a entraîné une structure très particulière des poumons, structure qui est caractéristique des Oiseaux.

(1) Protractile : qui peut être étiré vers l'avant.



5° La Souris.

L'appareil respiratoire a été décrit précédemment. Rappelons que les poumons, de consistance spongieuse, de couleur rosée, étaient apparus ratatinés. Solidaires de la cage thoracique, ils s'en étaient séparés à l'ouverture de celle-ci.

Schématiquement, on peut se représenter la structure des poumons de la Souris et des Mammifères en général (fig. 9 F), comme dérivant de celle des Reptiles. Les poumons sont divisés en lobes macroscopiques eux-mêmes subdivisés en petits éléments : **les lobules pulmonaires** (fig. 9 G). Les bronches se divisent pour former une arborisation complexe. Les ultimes ramifications ont un diamètre très faible et elles aboutissent à des **sacs alvéolaires** constitués de nombreux **alvéoles** très petits. La surface respiratoire est donc considérable.

Conclusion à l'étude pratique

Mise à part la structure très particulière des poumons chez les Oiseaux, une complication progressive apparaît quand on étudie successivement l'appareil pulmonaire des Batraciens, des Reptiles et des Mammifères. Chez les Poissons et les têtards de Grenouille, nous avons pu observer un autre appareil respiratoire : les branchies. Comment interpréter ces deux formations ?

La Torpille, Poisson très célèbre par son organe électrique, présente, à la face inférieure de la tête, des fentes non cachées par les opercules. Chez l'embryon, ces fentes bien visibles, produites par des évaginations du pharynx, apparaissent sur les côtés de la tête (fig. 10 B). La surface des fentes se « plisse » pour donner des branchies qui vont être irriguées chacune par un vaisseau issu de l'aorte ventrale, formant un arc aortique logé dans la cloison séparant deux fentes dites **fentes branchiales.** Ce système persiste chez les Poissons alors qu'il est transitoire chez les Batraciens.

Un embryon de Vertébré aérien (Reptile, Oiseau, Mammifère) montre lui aussi des fentes branchiales (fig. 10 A), étrangement semblables à celles des Poissons, bien qu'il n'y ait jamais ni vie aquatique ni respiration branchiale. Les fentes branchiales apparaissent chez les embryons de **tous les Vertébrés,** qu'elles soient ou non appelées à devenir fonctionnelles. Elles subsisteront dans la mesure où l'adulte mène une vie aquatique ; elles régressent chez l'animal à respiration aérienne et les poumons assurent alors l'hématose du sang. Les poumons ne représentent donc qu'**une acquisition secondaire.** L'embryologie permet d'ailleurs d'en suivre le développement (fig. 11). Une évagination de la paroi ventrale de l'œsophage donne un sac impair. Il se divise en deux moitiés latérales qui deviennent de plus en plus distinctes et tubuleuses à une extrémité pour former les bronches

FIG. 9. - *Schémas comparatifs de l'organisation de l'appareil respiratoire des Vertébrés.* A. Coupe transversale d'une branchie de Poisson. 1. *Lamelles branchiales.* 2. *Vaisseau afférent.* 3. *Vaisseau efférent.* 4. *Arc osseux.* 5. *Épines.* B. Branchie interne d'un têtard de Grenouille verte. 1. *Lamelles branchiales.* 2. *Vaisseau efférent.* 3. *Vaisseau afférent.* C. Coupe schématique d'un poumon de Grenouille. 1. *Glotte.* 2. *Larynx.* 3. *Paroi pulmonaire mince richement vascularisée.* 4. *Alvéoles.* D. Appareil respiratoire d'une Couleuvre. 1. *Trachée.* 2. *Poumon droit dont une partie est figurée en coupe.* 3. *Partie spongieuse.* 4. *Partie à paroi mince.* 5. *Vésicules.* 6. *Alvéoles.* 7. *Poumon gauche.* E. Appareil respiratoire du Pigeon. 1. *Trachée.* 2. *Sacs aériens antérieurs.* 3. *Syrinx.* 4. *Bronche.* 5. *Poumon droit (le poumon gauche est supposé vu en coupe).* 6. *Sacs aériens postérieurs.* 7. *Os pneumatique.* 8. *Réseau de bronches (très schématique).* F. Appareil respiratoire d'un Mammifère. 1. *Larynx.* 2. *Trachée.* 3. *Bronche.* 4. *Plèvre.* 5. *Lobules pulmonaires.* G. Détail d'un lobule pulmonaire de Mammifère (coupe schématique). 1. *Bronche.* 2. *Veine pulmonaire.* 3. *Artère pulmonaire.* 4. *Tissu conjonctif.* 5. *Bronchiole.* 6. *Capillaires.* 7. *Vésicules.* 8. *Alvéoles.*

primitives débouchant dans la trachée. Cette ébauche se sépare du tube intestinal et en ce point se différencie le larynx.

Quant aux fentes branchiales, apparues chez tous les Vertébrés même terrestres, elles seront à l'origine d'organes très importants. Chez les Mammifères, par exemple

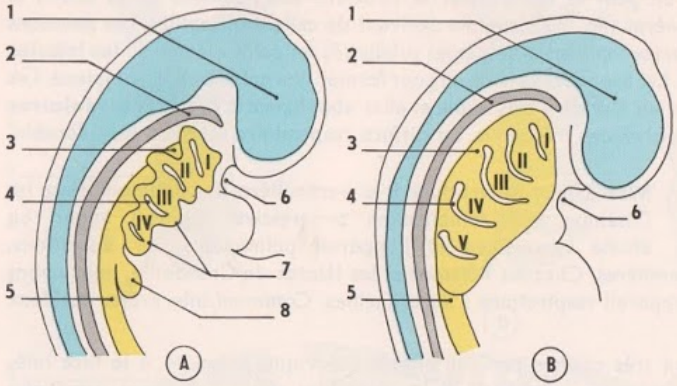


FIG. 10. - *Comparaison de la région antérieure d'un embryon humain (A) et d'un embryon de Poisson, Torpille (B). 1. Encéphale. 2. Corde (ébauche de l'axe squelettique). 3. Pharynx. 4. Fentes branchiales. 5. Œsophage. 6. Future bouche. 7. Poches pharyngiennes. 8. Ébauche pulmonaire.*

(fig. 12), le thymus est formé par deux bourgeons apparus ventralement sur la troisième paire de fentes branchiales ; les parathyroïdes dérivent des fentes branchiales trois et quatre ; la thyroïde se détache de la paroi ventrale du pharynx au niveau de la deuxième paire de fentes branchiales (des ébauches thyroïdiennes accessoires sont fournies par la quatrième paire).

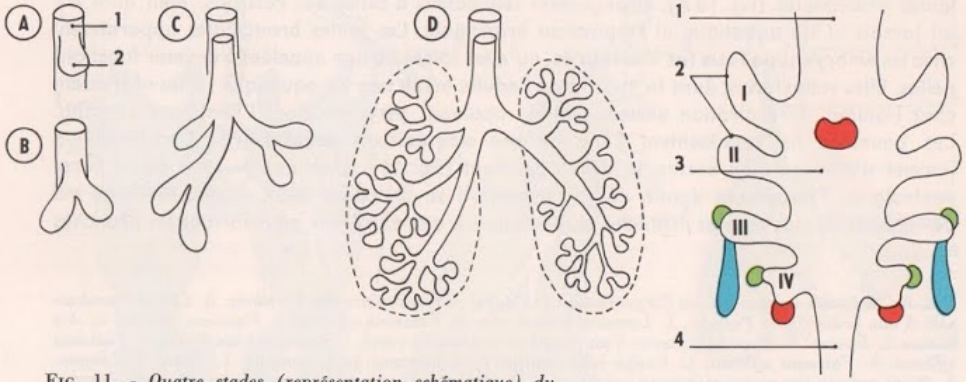


FIG. 11. - *Quatre stades (représentation schématique) du développement du poumon d'un Mammifère. 1. Œsophage. 2. Ébauche de l'appareil pulmonaire.*

FIG. 12. - *Coupe transversale schématique de la région pharyngienne d'un embryon de Mammifère ; ébauches de la thyroïde (en rouge), des parathyroïdes (en vert), du thymus (en bleu). 1. Bouche. 2. Poches pharyngiennes. 3. Pharynx. 4. Œsophage. I, II, III, IV. Arcs branchiaux.*

En résumé, nous avons étudié deux types d'appareils respiratoires :

— **L'appareil branchial,** qui représente le mode de respiration **primitif.** Au cours de l'ontogenèse (1) des espèces terrestres, on en retrouve les traces éphémères; il en dérive des organes importants.

— **L'appareil pulmonaire,** qui est une **acquisition secondaire** et dont l'apparition entraîne de profondes modifications de l'appareil circulatoire.

C - INTERPRÉTATION DE L'ANATOMIE COMPARÉE DANS LE CADRE DE L'ÉVOLUTION

Cet aperçu d'anatomie comparée fait ressortir la correspondance des différentes parties d'un organisme à l'autre. Chez les Vertébrés, on trouve les mêmes organes disposés de la même façon; un organe peut être plus ou moins développé, mais sa place par rapport aux autres est constante. Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844) avait traduit cette constatation par le **principe des connexions.**

L'embryologie vient confirmer, préciser et même concrétiser ce principe. La correspondance des organes ne repose pas seulement sur leur fonction propre ; ce critère, souvent satisfaisant, ne suffit pas toujours pour assimiler des organes. On peut parler d'organes homologues, dire qu'il y a **homologie des organes** quand les organes se forment à partir des mêmes ébauches dérivant elles-mêmes de cellules initiales identiques.

L'application de ce principe fait tomber des différences à première vue irréductibles. Poissons et Mammifères sont très différents si on ne considère que les adultes, ne serait-ce que par l'appareil respiratoire. L'homologie conduit à une unité chez les Vertébrés qui se trouvent ainsi ramenés à un **type fondamental.** Cette unité s'explique rationnellement : évolution à partir d'un **type originel unique.** « Le Mammifère est un Vertébré qui a dépassé le stade Poisson. » La classification repose sur les dérivations progressives subies ; elle apparaît alors naturelle et non plus artificielle.

L'étude comparée des appareils circulatoire et respiratoire dans la série des Vertébrés permet de retrouver les étapes qui ont rendu possible le passage de la vie aquatique à la vie terrestre. Les transformations de ces deux systèmes se sont produites de façon parallèle. Un tube cardiaque simple chasse le sang dans des branchies ; la vie terrestre, conditionnée par l'acquisition de poumons, est d'abord imparfaite en ce sens que les transformations sont insuffisantes (cloisonnement du cœur, structure des poumons) pour permettre aux Batraciens et aux Reptiles « de quitter leur biotope ». Les systèmes se perfectionnent ; l'évolution aboutit aux Vertébrés homéothermes « qui ne sont plus limités d'emblée à des conditions biologiques restrictives ».

II. LES ORGANES RUDIMENTAIRES

Les exemples d'organes plus ou moins atrophiés ne manquent pas et il est toujours possible de les retrouver bien développés chez l'embryon ou chez un type voisin.

(1) Ontogenèse : évolution de l'individu, de l'œuf jusqu'à l'organisme achevé.

A - QUELQUES EXEMPLES D'ORGANES RUDIMENTAIRES

Chez l'Homme Le revêtement pileux de l'Homme ne joue certes plus le rôle de protection thermique indispensable à la plupart des Mammifères ; les poils sont trop épars pour cela. L'embryologie nous apprend cependant qu'au cours de la vie fœtale le corps possède un revêtement complet : le **lanugo.** N'est-ce pas là le témoignage d'un état ancestral de l'Homme « velu » ? Une monstruosité, « l'Homme-Chien », est due à la présence d'un revêtement pileux abondant sur toute la surface du corps.

Un exemple encore; dans l'angle interne de l'œil, l'Homme possède un petit bourrelet arqué, **le repli semi-lunaire.** Chez certains Mammifères, à cet endroit, une troisième paupière, ou nyctitante, fonctionne comme un rideau. On peut donc admettre une régression qui varie d'ailleurs suivant les races (5 millimètres dans la race noire, 2 millimètres dans la race blanche). Ceci semblerait indiquer que la régression n'est pas terminée actuellement.

Chez la Baleine Cet animal pisciforme, aux ancêtres terrestres, a subi des transformations importantes en s'adaptant à la vie aquatique. Le revêtement pileux, par exemple, a disparu, mais chez le fœtus, quelques poils sont les ultimes témoins d'un revêtement fourni.

L'exemple d'organe rudimentaire le plus caractéristique est sans doute **le bassin** (fig. 13). Il est représenté par des os à l'état de petites baguettes logées dans l'épaisseur de la peau et sur lesquelles s'articulent un fémur et un tibia réduits à l'état de vestiges.

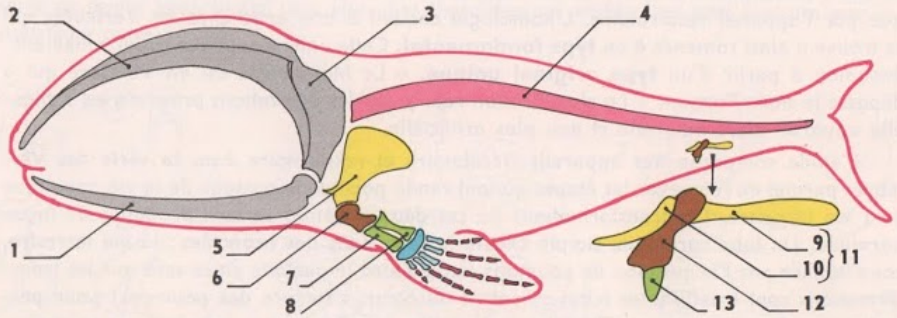


FIG. 13. - *Squelette des membres chez les Baleines.* 1. *Maxillaire inférieur.* 2. *Maxillaire supérieur.* 3. *Crâne.* 4. *Colonne vertébrale.* 5. *Omoplate.* 6. *Humérus.* 7. *Radius.* 8. *Cubitus.* 9. *Ischion.* 10. *Pubis.* 11. *Bassin.* 12. *Fémur.* 13. *Tibia.*

Chez la Taupe Pour qualifier une vue défectueuse, la Taupe sert souvent de référence. Précisons qu'une espèce possède des yeux atrophiés, au cristallin embryonnaire et au nerf optique très grêle, mais qu'elle n'est pas aveugle ; par contre une autre l'est réellement, car les paupières sont soudées. Cette régression de l'œil, plus ou moins accentuée, se rencontre d'ailleurs chez beaucoup de Vertébrés cavernicoles. On en arrive à se poser la question : quel mécanisme préside à la régression de certains organes ?

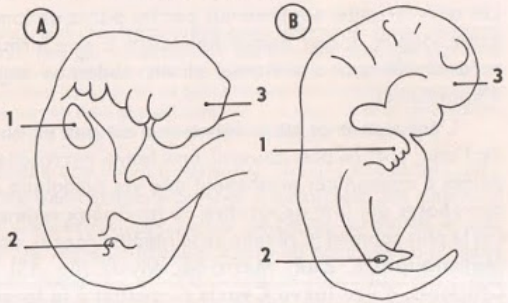
B - INTERPRÉTATION DES ORGANES RUDIMENTAIRES

Lamarck (1744-1829) explique l'évolution par les propriétés mêmes de la matière vivante ; l'évolution, qui tend à perfectionner « la machine vivante », est perturbée par les circonstances qui modifient les besoins de l'animal. « Dans tout animal qui n'a point dépassé le terme de son développement, l'emploi plus fréquent et soutenu d'un organe quelconque fortifie peu à peu cet organe, le développe, l'agrandit, et lui donne une puissance proportionnée à la durée de cet emploi, tandis que le défaut constant d'usage de tel organe l'affaiblit insensiblement, le détériore, diminue progressivement ses facultés, et finit par le faire disparaître. » L'expression : « La fonction crée l'organe » s'applique bien mal à l'exemple ci-dessus : pour qu'un organe se fortifie, il lui faut d'abord exister... Mais il est certain que les besoins physiologiques ont entraîné l'élaboration d'organes et d'appareils. Pour Lamarck, la vie aquatique des Baleines dans un milieu de grande densité entraîne la régression des membres postérieurs, devenus inutiles ; la vie souterraine des Taupes a pour conséquence l'atrophie des yeux, superflus à l'obscurité. On a cherché à vérifier expérimentalement cette interprétation en élevant des Drosophiles à l'obscurité pendant une cinquantaine de générations successives. Aucune modification des yeux n'a pu être enregistrée.

Geoffroy Saint-Hilaire a fourni de son côté une explication, pas entièrement satisfaisante certes, mais qui a l'avantage d'être moins simpliste que celle formulée par Lamarck. Cette explication se résume dans le **principe de balancement des organes :** l'hypertrophie de l'un entraîne une rupture d'équilibre qui a pour conséquence l'atrophie d'un autre. Ainsi, chez la Baleine, il est évident que l'organe de propulsion est représenté par la nageoire caudale ; son hypertrophie provoquerait une régression des membres postérieurs. Si la Taupe voit mal, on sait par contre que l'olfaction est particulièrement subtile ; tout ce qui a trait à ce sens a subi une exaltation au détriment de la vision.

L'expérience semble favorable à Geoffroy Saint-Hilaire puisqu'elle a donné des résultats très démonstratifs sur l'inhibition des ébauches, et il est prouvé que les différentes parties d'un organisme réagissent les unes sur les autres. **Chez l'embryon,** on peut observer l'arrêt du développement d'un organe résultant sans doute d'un excès de développement d'un autre. Ainsi, sur deux embryons de Cétacé d'âge différent (fig. 14), l'ébauche des membres postérieurs paraît d'abord normalement développée par rapport à celle des membres antérieurs, puis elle tend à s'effacer. Pour ce faire, il entre en jeu tout un système de corrélations à caractère spécifique. L'inhibition d'une ébauche s'accentue, et l'existence des organes rudimentaires témoigne en faveur de l'Évolution.

FIG. 14. - *Développement des membres chez les Cétacés. Deux stades embryonnaires successifs (A plus jeune que B).* 1. *Membre antérieur.* 2. *Membre postérieur.* 3. *Région céphalique.*



III. PARASITISME ET ÉVOLUTION

Tous les animaux se nourrissent de substances organiques élaborées par d'autres êtres vivants ; ils sont dits **hétérotrophes** (voir cours de 1re). Les parasites représentent un cas particulier d'hétérotrophie puisqu'ils vivent sur ou dans un être vivant en se nourrissant à ses dépens. Nous étudierons un Crustacé parasite : **la Sacculine,** parasite d'un autre Crustacé, le Crabe. Cet exemple sera ensuite interprété dans le cadre de l'Évolution.

A - ÉTUDE SOMMAIRE DE L'HÔTE DE LA SACCULINE : LE CRABE COMMUN

Le corps de l'animal est protégé par une carapace rigide, chitineuse et calcaire qui doit se renouveler périodiquement par des **mues.** Il présente dorsalement un bouclier subpentagonal : **le céphalothorax.** Des appendices qui s'articulent sur la face ventrale débordent en avant et sur les côtés. Sur cette face, le corps apparaît **divisé en segments articulés ;** les appendices, eux aussi **articulés** et disposés par paires, sont bien visibles (fig. 16). De l'avant vers l'arrière, on distingue :

— une paire d'yeux pédonculés ;

— **deux paires d'antennes ;**

— six paires de pièces buccales qui se recouvrent plus ou moins ;

— cinq paires de pattes locomotrices ; la première paire se termine par des pinces développées.

A l'extrémité postérieure, on peut déplier une languette triangulaire et normalement rabattue sur la face ventrale : l'abdomen. Cette languette, qui présente une segmentation plus ou moins accentuée, permet de déterminer le sexe. Chez la femelle, en effet (fig. 17 A), l'abdomen, assez large, est divisé en six segments prolongés par le telson ; les quatre premiers segments portent chacun une paire d'appendices biramés et garnis de soies. Chez le mâle (fig. 17 C), l'abdomen est en forme de V et seuls les segments 1, 2 et 6 sont bien individualisés, les autres étant fusionnés ; les deux premiers segments portent chacun une paire d'appendices en forme de stylet.

Les sexes sont donc séparés, avec dimorphisme sexuel. L'orifice génital mâle se situe à la base de la 5e paire de pattes locomotrices, l'orifice femelle à la base de la 3e paire. Les œufs fécondés sont retenus par les pattes abdominales de la femelle pour une incubation assez longue. L'œuf donne naissance à une forme larvaire appelée **larve Zoé** (fig. 15 B) caractérisée par un thorax et un abdomen segmentés et la présence de sept paires d'appendices.

L'éclosion à ce stade larvaire n'est pas un cas général à tous les Crustacés. En effet, de l'œuf, sort le plus souvent une larve microscopique, la **larve Nauplius** dont les trois paires d'appendices permettent une vie pélagique. Cette larve subit des mues et des métamorphoses qui font apparaître de nouveaux segments et de nouveaux appendices. Dans le cas le plus complet (Crevette de la Méditerranée), on a successivement les formes : **Nauplius, Métanauplius, Zoé, Métazoé, Mysis** (fig. 15). Mentionnons l'existence, chez certains Crustacés, d'une **larve Cypris** succédant à la forme Nauplius et qui sera décrite plus loin.

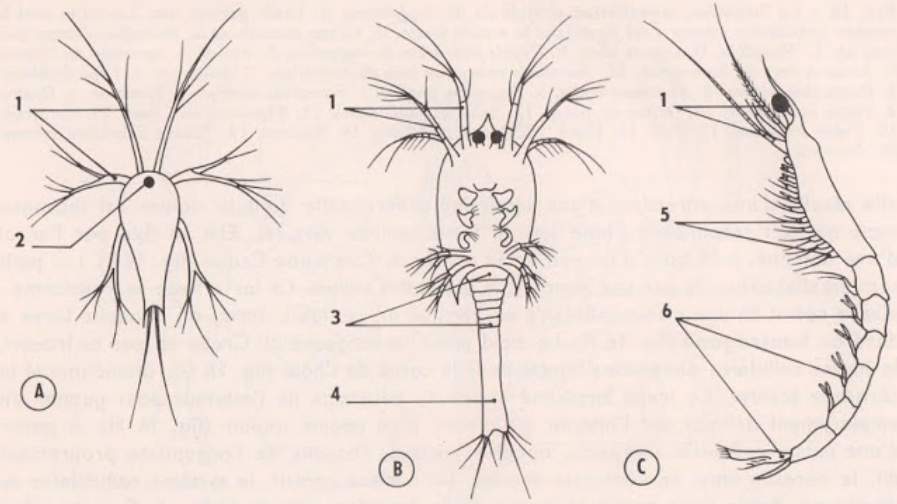


FIG. 15. - *Formes larvaires (A, Nauplius. B. Zoé. C. Mysis) d'une Crevette (Penæus). 1. Antennes. 2. Œil impair. 3. Anneaux thoraciques. 4. Abdomen. 5. Pattes thoraciques. 6. Appendices abdominaux.*

B - LA SACCULINE

On rencontre souvent, attachée à la base de l'abdomen d'un Crabe et sur la face ventrale (fig. 16 A), une tumeur violacée dont la taille va d'un grain de raisin à une petite châtaigne ; il s'agit d'un parasite : **la Sacculine.** Ce sac, qui possède un orifice terminal, renferme essentiellement ovaires et testicules (fig. 16 B). A cette partie visible, fait suite un enchevêtrement de filaments, ramifiés à l'intérieur du Crabe. Pas de bouche, pas d'appendices ; à première vue, on ne sait où placer cet animal dans la classification. Pour résoudre le problème, il faut en suivre le développement. De par l'importance des organes génitaux, l'animal semble très prolifique ; il est hermaphrodite et, fait très rare dans ce cas, il y a autofécondation.

L'œuf donne une larve **Nauplius** (fig. 16 C) qui montre des angles frontaux caractéristiques des **Crustacés Cirripèdes.**

Les Cirripèdes sont fixés ou parasites et présentent une organisation assez aberrante. Nous décrirons brièvement un type : **l'Anatife** (fig. 18). Le corps, fixé par un pédoncule, est enfermé dans une carapace bivalve renforcée par des plaques dures. Des valves, sortent rythmiquement des fouets multiarticulés et garnis de soies : les cirres. Les fouets, qui correspondent à six paires de pattes thoraciques biramées, entraînent les particules nutritives vers la bouche prolongée par un tube digestif complet. Les Anatifes sont hermaphrodites mais la fécondation est croisée. De l'œuf, sort un Nauplius auquel succède une **larve Cypris.**

La forme Nauplius de la Sacculine donne une larve Cypris (fig. 16 D). Cette larve (200 µ de longueur), aplatie latéralement, possède une carapace bivalve d'où sortent des antennes segmentées (un segment ayant la forme d'un ergot), six paires de pattes biramées et une queue **bifide.** La larve, qui présente déjà une certaine prédisposition au parasitisme puisque le tube digestif n'est pas prêt à fonctionner, risque de mourir si elle ne rencontre pas l'hôte spécifique, en l'occurrence le **Crabe.** La rencontre n'est pas le fait d'un contact fortuit ;

FIG. 16. - *La Sacculine, organisation et cycle du développement.* A. *Crabe portant une Sacculine dont le système radiculaire interne a été figuré sur la moitié droite.* B. *Coupe verticale de la Sacculine externe suivant* xy. C. *Nauplius.* D. *Cypris libre.* E. *Cypris fixé, début de régression.* F. *Fin de la régression du Cypris.* G. *Larve à dard ou kentrogone.* H. *Sacculine interne en voie de migration.* 1. *Antennes.* 2. *Céphalothorax.* 3. *Pattes thoraciques.* 4. *Abdomen déplié.* 5. *Sacculine interne.* 6. *Sacculine externe.* 7. *Testicule.* 8. *Ovaire.* 9. *Poche incubatrice.* 10. *Orifice de ponte.* 11. *Système radiculaire.* 12. *Tégument du Crabe.* 13. *Carapace.* 14. *Pattes biramées.* 15. *Poil.* 16. *Dard.* 17. *Masse cellulaire.* 18. *Racines.* 19. *Future Sacculine externe.* 20. *Intestin.*

elle résulte d'une attraction, d'une sensibilité différentielle dont la nature est inconnue mais qui fait reconnaître l'hôte par la larve, attirée vers lui. Elle se fixe par l'ergot d'une antenne, à la base d'un poil de la carapace d'un jeune Crabe (fig. 16 E). Les poils sont en effet articulés par une membrane annulaire souple. La larve fixée se transforme : elle se réduit en une masse cellulaire et fabrique un véritable dard ; on l'appelle larve à dard ou **kentrogone** (fig. 16 F). Le dard perce la carapace du Crabe et, par ce trocart, la masse cellulaire amiboïde s'injecte dans le corps de l'hôte (fig. 16 G), abandonnant la carapace bivalve. La jeune Sacculine arrive au voisinage de l'estomac pour gagner un emplacement définitif sur l'intestin au niveau d'un cæcum impair (fig. 16 H). A partir d'une masse cellulaire compacte, appelée nucléus, ébauche de l'organisme proprement dit, le parasite émet de véritables racines. Le nucléus grossit, le système radiculaire se développe. Après deux ans, à la faveur de la dernière mue de l'hôte, la Sacculine fait saillie et finit de s'organiser (développement des organes génitaux en particulier).

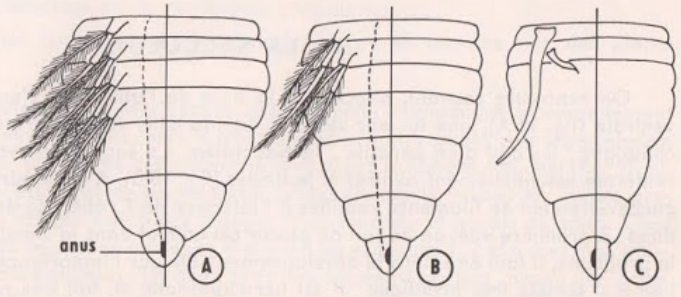


FIG. 17. - *Abdomens comparés de Crabes.* A. *Femelle.* B. *Mâle parasité.* C. *Mâle non parasité. La moitié gauche de chaque figure représente l'abdomen vu de dessous, la moitié droite l'abdomen vu de dessus.*

Cet hôte parasité, s'il s'agit d'un mâle, subit d'importantes modifications à la fois externes et internes. Le Crabe mâle sacculiné présente en effet les caractères sexuels secondaires de la femelle (fig. 17 B) : abdomen non plus en V mais élargi et segmenté entièrement, stylets copulateurs régressés et remplacés par deux paires d'appendices biramés. Les gonades, chez le mâle comme chez la femelle parasités, sont atrophiées. La composition chimique du sang chez le mâle se trouve modifiée et se rapproche alors de celle du sang de la femelle. On a pu dire qu'il y avait une véritable **« castration parasitaire »**. Après la mort du parasite, l'animal redevient fertile, mais le mâle produit à la fois ovules et spermatozoïdes tout en conservant les caractères sexuels secondaires acquis.

Conclusion au parasitisme De cet exemple il ressort que la Sacculine a subi d'importantes transformations par rapport aux Cirripèdes tels que les Anatifes, déjà bien différents de Crustacés comme le Crabe. Il y a régression de la carapace et des appendices, ou cirres ; la transformation du tube digestif

est en rapport avec les modifications du mode de nutrition. Les affinités de la Sacculine avec les Cirripèdes se trouvent masquées. Le développement des organes génitaux assure la pérennité de l'espèce malgré la mortalité importante des larves qui doivent rencontrer rapidement l'hôte indispensable et souvent défini. Il existe donc une **adaptation à la condition parasitaire.**

Seules les larves ont permis de reconnaître un Crustacé dans la Sacculine. On peut dire que ces larves ont gardé la morphologie de l'état ancestral ; le parasitisme apparaît alors comme **un état secondaire.** D'ailleurs, les parasites sont en général représentés dans tous les groupes de la classification sans constituer des groupes indépendants.

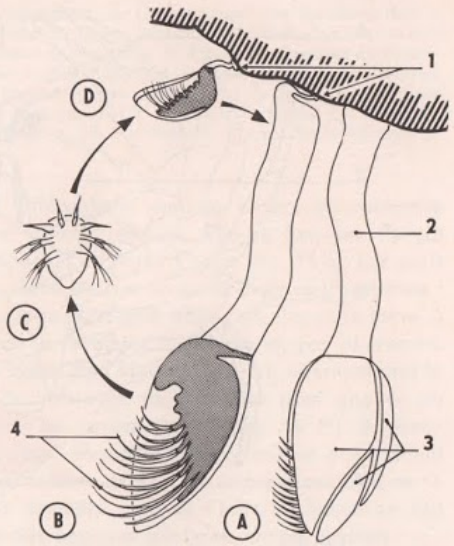


FIG. 18. - *L'Anatife, Crustacé Cirripède fixé, organisation et cycle de reproduction.* A. *Animal entier.* B. *Animal sans carapace.* C. *Nauplius.* D. *Cypris se fixant.* 1. *Antenne.* 2. *Pédoncule.* 3. *Carapace.* 4. *Cirres.*

Logiquement, les parasites ont dû se différencier d'une part après leurs hôtes, d'autre part après les formes libres dont ils dérivent. Les quelques documents paléontologiques, très réduits (les parasites offrent rarement la possibilité de fossilisation), témoignent en faveur de cette succession de faits.

Les formes parasites ne peuvent être interprétées qu'en faisant appel à l'Évolution, A partir de groupes définis, des transformations secondaires ont donné les parasites.

CONCLUSION

L'anatomie comparée fait ressortir l'existence de structures homologues, les organes rudimentaires montrent l'atrophie possible d'une ébauche qui s'accentue avec le temps, le parasitisme met en évidence une adaptation à des conditions de vie différentes. Dans tous les cas, que ce soit à l'échelle de l'Embranchement (Vertébrés) ou seulement à l'échelle de la Classe (Crustacés) ou de l'ordre (Cirripèdes), on revient toujours à un **type fondamental.** Ce type devait posséder des caractères très généraux, susceptibles de se diversifier, de s'adapter à des conditions biologiques nouvelles.

Malheureusement, les documents paléontologiques les plus anciens sont trop fragmentaires pour être identifiés avec une forme ancestrale hypothétique. Elle est enfermée dans des roches qui ont subi des bouleversements considérables ; toute trace se trouve perdue d'autant plus que les conditions de fossilisation étaient particulièrement défavorables. Il n'en reste pas moins que beaucoup de faits ne peuvent s'expliquer que comme **vestiges d'états antérieurs** et sont des manifestations de l'évolution accomplie. Pendant longtemps, on a vu dans l'embryologie « une récapitulation abrégée de la phylogénie ». Certes, elle est fonction du passé, mais « elle prépare le futur » et elle a dû se transformer avec l'Évolution.

FIG. 1. - *Sépulture préhistorique : Homme de Cro-Magnon des grottes de Grimaldi. Les squelettes ont les membres repliés.*

ORIGINE ET ÉVOLUTION DE L'HOMME

L'étude de l'origine et de l'évolution humaines fait appel à deux sortes de documents : les ossements humains fossiles, comme pour toute autre espèce, et par là elle est paléontologie, mais aussi les traces des civilisations (industries, arts, cultes), c'est-à-dire les manifestations de l'intelligence, et par là elle est préhistoire (fig. 2). C'est même ce deuxième aspect qui est à l'origine de la science de l'Homme fossile. Les découvertes anciennes de restes de squelettes humains n'avaient pas retenu l'attention des savants ; Cuvier lui-même, fondateur de la paléontologie des Vertébrés, pensait que l'apparition trop récente de l'Homme ne pouvait fournir de fossiles. C'est en 1828 que Boucher de Perthes, fonctionnaire des douanes à Abbeville, mais aussi savant naturaliste amateur et collectionneur, discerna parmi les graviers alluviaux de la Somme des silex taillés par l'Homme, et finit par vaincre le scepticisme de ses contemporains.

FIG. 2. - *Principales stations préhistoriques d'Europe occidentale.*

Les connaissances ont beaucoup évolué au cours de ces dernières années. Une série de découvertes récentes, dont l'exploitation et l'interprétation ne sont pas achevées, jettent un jour nouveau sur l'histoire de nos origines ; elles sont aidées par l'utilisation de techniques modernes telles que la photographie aérienne pour la découverte des sites, les méthodes stratigraphiques rigoureuses pour l'établissement des chronologies, l'analyse pollinique pour la connaissance de l'évolution des flores, donc des climats, les techniques minutieuses des fouilles (fig. 3). D'autre part le travail au laboratoire, non moins minutieux, complète le travail sur le terrain : étude des techniques de fabrication des outils préhistoriques, analyses chimiques et mesures de radio-activité permettant des datations approchées, examens sous différentes radiations, etc. : ce sont de telles recherches qui ont fait découvrir la fameuse mystification de l'« Homme de Piltdown », association de calotte crânienne simienne et de mâchoire humaine, soigneusement maquillées.

La chronologie préhistorique est basée sur l'étude des industries humaines, depuis longtemps placées dans la chronologie stratigraphique et climatique : c'est par elle que nous commencerons notre étude, en l'exposant schématiquement dans ses grandes lignes, avant de présenter les documents fossiles qui permettront finalement de tenter un essai de reconstitution de l'histoire humaine.

A - LES DOCUMENTS DE L'ARCHÉOLOGIE PRÉHISTORIQUE

Chronologie quaternaire

L'ère quaternaire n'est pas comparable aux autres : sa durée est très limitée (deux millions d'années dans l'hypothèse la plus longue) ; elle est caractérisée par un phénomène climatique : l'apparition périodique de grandes **calottes glaciaires** qui entraînent des migrations de faunes et de flores (et, bien entendu, par le développement du genre Homo [Homme au sens large], qui marquera profondément l'évolution de la planète).

Nous n'étudierons pas l'évolution des climats, des faunes et des flores; le tableau de la page 464 donne une idée suffisante de la succession des époques, qui constitue une échelle chronologique dans laquelle nous pourrons replacer les différentes étapes de l'évolution humaine. Donnons simplement une idée des méthodes qui permettent cette synchronisation.

Cl. Leroi-Gourhan

FIG. 3. - *Opération de relevé au cours d'une fouille : gisement de Pincevent, en Seine-et-Marne. Observez au second plan le cadre permettant le repérage précis des objets recueillis.*

Cl. R.-H. Noailles

Cl. Désiré

Cl. R.-H. Noailles

FIG. 4. - *Industrie préhistorique : pointe de flèche, lame en silex taillé, et hache de pierre polie.*

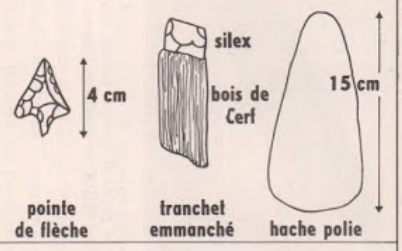
La présence des glaciers, par les caractères très particuliers de l'érosion, du transport des matériaux arrachés, et de leur dépôt, impose à la surface des continents une « morphologie glaciaire » qui permet de reconnaître leur extension. La fusion des immenses calottes glaciaires entraîne, d'une part une remontée des niveaux marins, d'autre part un ruissellement intense transportant d'énormes quantités d'alluvions, comblant les grottes à proximité des cours d'eau, s'accumulant dans les lacs et les vallées ; dans les périodes de baisse de niveau marin, le cours d'eau creuse les dépôts alluvionnaires, ainsi se forment les terrasses qui peuvent être synchronisées avec les périodes glaciaires. Les faunes et les flores subissent des migrations en rapport avec le refroidissement ou l'échauffement du climat. L'examen microscopique des pollens conservés dans les alluvions fines ou, surtout, dans les tourbières permet de connaître les variations du peuplement végétal. Tels sont quelques-uns des éléments qui permettent de constituer une chronologie et d'y placer les gisements découverts. Ils nous suffisent à montrer l'originalité des méthodes d'étude du Quaternaire. On pourra trouver des précisions intéressantes, avec des tableaux évocateurs, dans « les Hommes de la préhistoire » par Leroi-Gourhan (Coll. « La joie de connaître », Éditions Bourrelier), dans « La genèse de l'humanité » par Arambourg (Coll. « Que sais-je ? », P. U. F.) et dans « Les origines de l'Homme », par M.-H. Alimen (Coll. « Le bilan de la science », Éditions Fayard).

Documents fournis par l'industrie humaine

Les industries successives qui sont la base de la chronologie préhistorique correspondent en réalité à des étapes successives de la civilisation : à un moment donné différents groupes d'Hommes pouvaient se trouver à des étapes différentes : il serait donc plus exact de dire par exemple « civilisation de la pierre taillée » plutôt que « âge de la pierre taillée ».

Dans l'ensemble, les outils faits de silex ou d'autres éléments très durs sont facilement conservés, alors que les ossements, même fossilisés, sont altérables. Les industries sont donc des témoins indispensables (fig. 4). De plus l'activité psychique étant un caractère essentiel de l'Homme, les traces de cette activité sont les meilleurs témoins de sa présence. Les outils, relevant d'une technique bien définie, variant avec les périodes et les régions, reflètent le milieu social où se transmettent les traditions, et prouvent un pouvoir de réflexion susceptible d'adapter l'instrument à un travail auquel il est destiné. Les manifestations

LES INDUSTRIES DES HOMMES DE LA PRÉHISTOIRE

NÉOLITHIQUE	Pratique de l'élevage (domestication du Chien, du Bœuf, du Mouton, de la Chèvre) Pratique de la culture. (Froment, Orge : alimentation. Chanvre : cordages, tissus grossiers). Industries : silex très finement retouchés : (pointe de flèche, tranchet emmanché, hache de pierre polie) ; la céramique et ses divers décors Habitations : palafites (habitations lacustres), villages à huttes rondes (vie sédentaire). Sépultures collectives et cultes : les mégalithes (dolmens et menhirs). N. B. Les habitations lacustres et les mégalithes se continuent à l'âge des métaux.			
MÉSO-LITHIQUE	Courte période de transition; échauffement du climat: le Cerf se substitue au Renne. Les premières habitations construites. Silex de petites dimensions, harpons aplatis. Décadence de l'art; les galets colorés à dessins géométriques du Mas-d'Azil.			
PALEOLITHIQUE SUPÉRIEUR	L'âge du Renne (nourriture, vêtements, outils en bois de Renne); nombreux outils en os: « civilisation osseuse ». La chasse (Renne, Cheval,...). Sépultures individuelles, dans l'habitation, avec rites (position du mort, armes, coquillages, offrandes). Développement de l'art : gravures sur os et sur pierre, sculptures; peintures (les grandes fresques des grottes de Lascaux, Altamira etc...)	MAGDALÉNIEN	L'aiguille et le harpon. Silex : burin dit « bec de perroquet ».	4 cm burin 10 cm aiguille 14 cm harpon
		SOLUTRÉEN	Maîtrise de la taille et de la retouche du silex : la feuille de laurier, la pointe à cran.	face profil 15 cm feuille de laurier 10 cm pointe à cran
		AURIGNACIEN	Apparition d'un outillage varié et approprié : grattoirs, burins, lames longues, étroites, à dos abattu, perçoirs; les premières pointes en os, pendeloques (parures); figures gravées; statuettes (les Vénus).	13 cm lame 10 cm pointe en os à base fendue
PALÉOLITHIQUE MOYEN	L'âge des cavernes et des abris sous roche. Mêmes matériaux qu'à l'âge précédent, mais véritables techniques. Les deux types, bifaces et éclats, persistent, mais plus légers, plus soignés, et parfois fixés dans des manches. Les premières sépultures connues avec certitude.	MOUSTÉRIEN	Taille perfectionnée : la pointe et le racloir. Utilisation d'os de Bovidés ou de Cheval.	face profil 8 cm pointe racloir 9 cm
		LEVALLOISIEN	Éclats ovales en lames (une des faces est lisse, l'autre taillée à grandes facettes).	face profil 10 cm lame ovale
PALÉOLITHIQUE INFÉRIEUR	Durée considérable; évolution très lente. Outils dégrossis de deux types : — les bifaces, obtenus par taille de la masse en enlevant des éclats sur les deux faces; usages sans doute multiples. — les éclats détachés du gros bloc (nucleus) et peu retouchés.	ACHEULÉEN	Bifaces plus légers et moins épais, rectifiés par des retouches (limandes). Éclats retouchés, vrais racloirs.	face profil 16 cm limande 10 cm racloir
		ABBEVILLIEN (CHELLÉEN)	Bifaces à section épaisse, taillés à grands éclats (coups-de-poing). Éclats servant de racloirs.	face profil 15 cm coup-de-poing 5 cm racloir
PEBBLE-CULTURE	Galets dont les bords ont été éclatés par percussion pour donner une arête tranchante; un examen attentif permet de les distinguer des éclats non intentionnels produits par les forces naturelles (pressions, variations thermiques).			galet à bords éclatés 5 cm

Nota : un tel tableau se lit de bas en haut; les couches les plus anciennes sont, en effet, les plus profondes, et recouvertes par les couches les plus récentes.
La comparaison avec le tableau général de synchronisation situera et éclairera certains aspects. Seuls, quelques éléments et, quand on les a données, quelques subdivisions, ont été choisis, parmi les plus caractéristiques.

FIG. 5. - *Les industries des Hommes de la préhistoire.*

Cl. Monuments historiques

FIG. 6. - *L'art préhistorique : Cheval peint des Grottes de Lascaux (Dordogne).*

artistiques (fig. 6), les représentations symboliques (premier cheminement vers l'écriture), les sépultures (fig. 1) témoignant dans leur arrangement de rites très précis, les jalonnements de certains itinéraires par des objets fabriqués (traces d'échanges commerciaux) sont des preuves d'une activité intelligente.

Le tableau de la figure 5 montre une série de documents dans l'ordre chronologique ; ceux-ci ne représentent bien entendu qu'une part infime de la grande variété des industries de chaque époque, mais ils peuvent nous donner une idée de l'évolution des techniques. Il faut le comparer au tableau général de la page 464.

Dégageons seulement les grandes lignes. La pierre a été le premier matériau utilisé par l'Homme pour ses instruments et ses armes. Elle est d'abord taillée : « Civilisation de la pierre taillée » ou **Paléolithique.** Elle a été plus tard usée par le frottement : « Civilisation de la pierre polie » ou **Néolithique.** Puis vient l'utilisation des métaux avec les civilisations successives du cuivre, du bronze, du fer ; mais déjà ces âges appartiennent à la période historique et sont du domaine de l'archéologie.

B - LES DOCUMENTS PALÉONTOLOGIQUES : LES OSSEMENTS HUMAINS FOSSILES

Leur identification : caractères anatomiques humains

L'Homme fait partie de l'ordre des Primates ; cet ordre comprend trois groupes :

1° Les **Lémuriens** (fig. 7) sont les moins spécialisés : petits animaux forestiers chez lesquels le crâne est relativement volumineux, la face peu développée, les membres sans spécialisation bien particulière ; ils sont arboricoles ; ils vivent actuellement à Madagascar, en Inde, en Malaisie.

2° Les **Cynomorphes** (fig. 8), qui sont des Singes grimpeurs ou marcheurs, quadrupèdes, plantigrades, à longue queue, à face allongée avec canines saillantes ; ce sont généralement des animaux forestiers.

Cl. Goldner

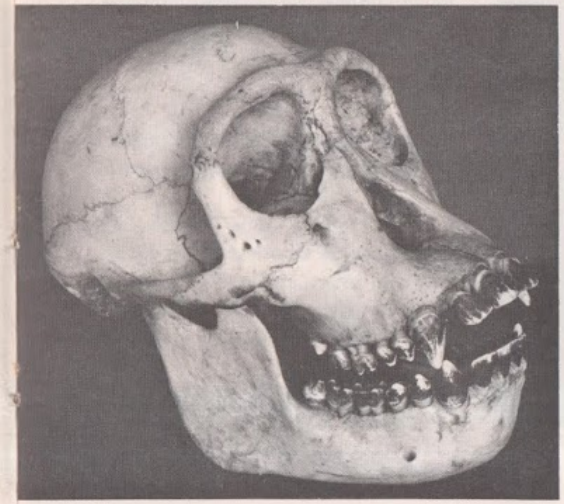
FIG. 7. - *Un Lémurien, le Lemur Catta ou Maki.*

Cl. R.-H. Noailles

FIG. 8. - *Un Cynomorphe, le Babouin.*

3° Les **Anthropomorphes,** où l'on trouve :

— des **grands Singes anthropoïdes** (Gorille, Chimpanzé, Orang-Outang, Gibbon), qui possèdent, comme leur nom l'indique, un certain nombre de caractères communs avec l'Homme. Les figures comparatives 9, 10, 11 permettent de dégager les traits communs et de mettre en évidence les différences. Parmi les premiers, notons : grande taille, absence d'appendice caudal, présence de mains, même formule dentaire, bipédie (occasionnelle) et marche plantigrade. Mais en opposition : face allongée par rapport au crâne (prognathisme), mâchoire puissante, sans menton, à arcade dentaire en U et fortes canines, membre antérieur très long (adapté à la progression dans les arbres), pied préhensile (autre adaptation arboricole), bassin étroit allongé verticalement (pas d'insertions de muscles de la station verticale droite).



Cl. Vallin

FIG. 9. - *Tête osseuse de Chimpanzé.*

— La **famille des Hominidés,** où se placent l'Homme actuel et les Hommes fossiles. La comparaison du paragraphe précédent fait ressortir, par opposition, les caractères proprement humains ; l'examen des croquis donne encore quelques précisions ; notons aussi la caractéristique des molaires : une couronne à 4 tubercules séparés par deux sillons en croix. L'adaptation fonctionnelle de l'Homme est différente de celle des Singes anthropoïdes.

Cl. Vallin

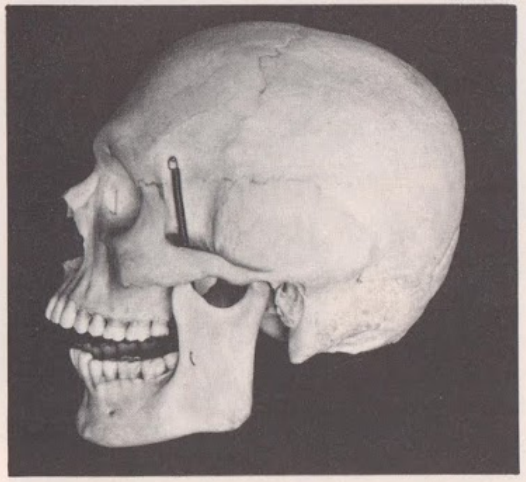


FIG. 10. - *Tête osseuse d'Homme actuel vue de profil.*

Nous pouvons grouper ainsi les caractères proprement humains :

— La station bipède rigoureusement verticale (en corrélation : structure du pied, forme des os de la jambe, du bassin, des vertèbres, position des condyles d'articulation de la tête et du trou occipital, etc.) ;

— La main, organe de perception et de préhension ;

— La denture : arcade dentaire en ogive, canines petites, molaires à couronne présentant 4 tubercules, séparés par deux sillons en croix : pas de spécialisation.

— La grande capacité cérébrale (voir tableau fig. 24).

Comment ces caractères du squelette humain apparaissent-ils dans les ossements fossiles ? Examinons les documents fournis par la paléontologie humaine, en remontant progressivement des plus récents aux plus anciens.

Cl. Musée de l'Homme

FIG. 11. - *Tête osseuse de l'Homme de Cro-Magnon, profil.*

Le groupe des Néanthropiens : l'Homme de Cro-Magnon

Le type le plus célèbre est l'**Homme de Cro-Magnon,** découvert aux Eyzies, en Dordogne (fig. 2). Le crâne (fig. 11) montre un front bombé et haut, une face large, un

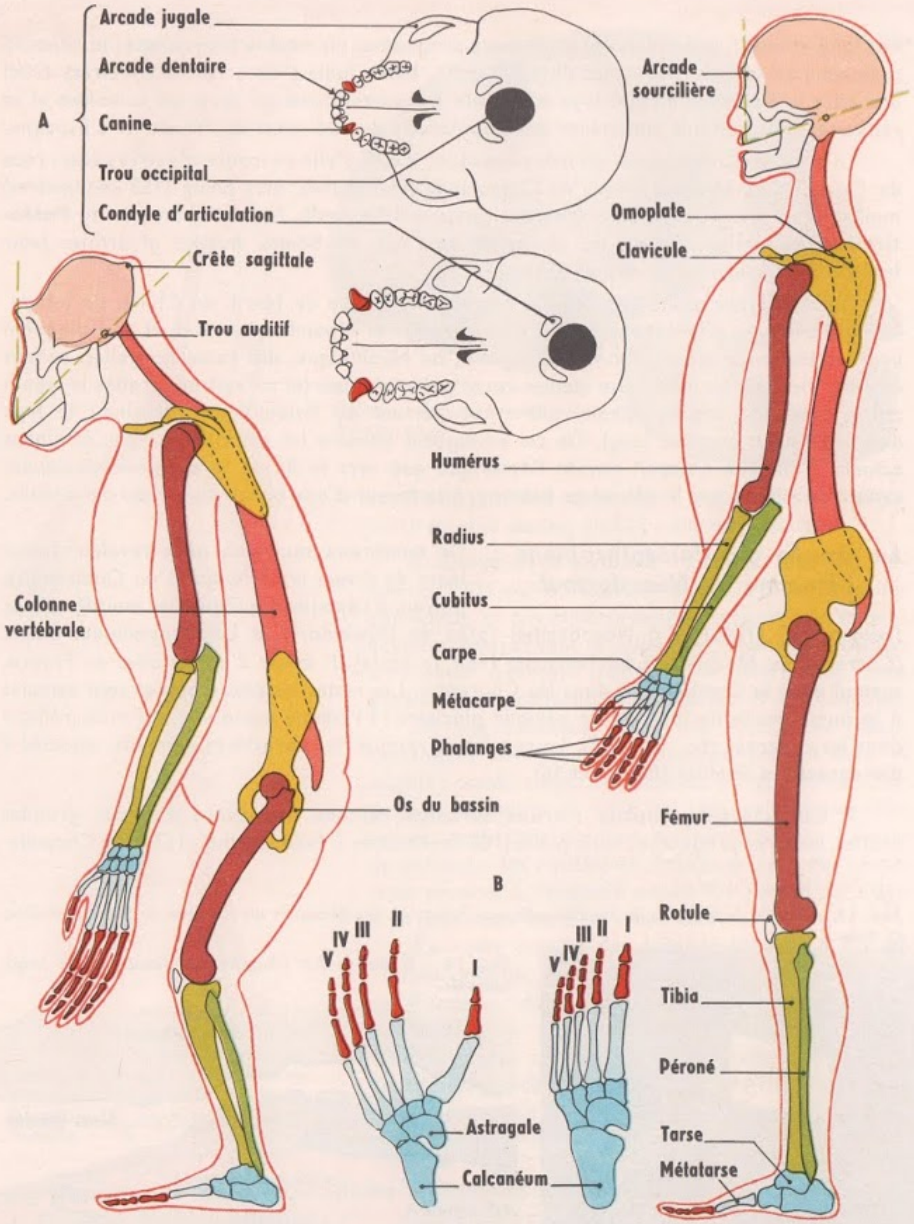


FIG. 12. - *Le Chimpanzé et l'Homme, comparaison de leur squelette (x 1/9 env.). En pointillé vert, l'angle facial. En A, les crânes vus par leur face inférieure, maxillaires inférieurs enlevés. En B, pieds gauches vus de dessus.*

nez long et étroit, une mâchoire supérieure prognathe, un menton bien accusé ; la capacité crânienne est considérable (plus de 1 500 cm³) ; haute taille (182 à 187 centimètres). C'est une race très évoluée dont le type a persisté à travers toutes les périodes suivantes et se retrouve dans certains caractères des populations du sud-ouest de France et d'Espagne.

La race de Cro-Magnon est très répandue ; à côté d'elle on trouve d'autres races : race de Grimaldi (à Menton) ; race de Chancelade (Dordogne), plus petite (155 centimètres) mais de très grande capacité cérébrale (jusqu'à 1 700 cm³). Tous ces hommes du **Paléolithique supérieur** étaient les chasseurs de l'âge du Renne, habiles et artistes (voir tableau des industries, p. 450 et 451).

D'autres types analogues ont été trouvés en Afrique du Nord, en Chine, au Kénya, en Australie : ces populations étaient donc diverses et répandues partout, et se distinguent peu des Hommes actuels. Dans nos régions, au Néolithique, des races nouvelles, venues de l'est, viennent se mêler aux vieilles races paléolithiques (et on voit apparaître le type à crâne court, ou brachycéphale, alors que partout au Paléolithique dominait le type dolichocéphale, à crâne long). De cet amalgame naissent les principaux types ethniques actuels. L'Homme n'aurait envahi l'Amérique que vers la fin de la dernière glaciation, venant de Sibérie par le détroit de Behring, à la faveur d'une baisse du niveau des océans.

Le groupe des Paléanthropiens : l'Homme de Néanderthal

De nombreux squelettes nous révèlent l'existence de divers types humains au Quaternaire moyen, à l'époque des industries moustériennes (voir p. 450 et 451) : à Néanderthal (près de Düsseldorf), à La Chapelle-aux-Saints (Corrèze), au Moustier, à La Ferrassie (voir la carte). Il existe d'autres sites en France, surtout dans la Dordogne et dans les Charentes. Les restes les plus typiques sont associés à la faune froide de la dernière période glaciaire ; l'Homme mène une vie rude, réfugié dans les cavernes (fig. 13 et 14). Le squelette présente des caractères primitifs, associés à des caractères évolués (fig. 15 et 16).

1° **Caractères primitifs** : crâne surbaissé, arcade sourcilière énorme, grandes orbites, face très prognathe ; taille petite (160 centimètres à Néanderthal, 152 à La Chapelle-aux-Saints) ; allure ramassée et trapue ; les structures montrent une station bipède nettement réalisée.

2° **Caractères évolués** : grande capacité crânienne (1 425 cm³ à Néanderthal, 1 625 à La Chapelle-aux-Saints, ce qui est énorme par rapport à la taille) ; denture comparable à celle des Hommes actuels ; civilisation avancée (industrie moustérienne), rites d'inhumation, collections de pierres et de coquilles.

De très nombreux ossements fossiles de Néanderthaliens ont été trouvés un peu partout dans le monde ; certains sont très proches du type de La Chapelle-aux-Saints : ce sont les Néanderthaliens classiques ; mais chez d'autres Néanderthaliens, il existe un mélange des caractères classiques avec des caractères propres à l'Homme actuel. On ne sait s'il s'agit d'un métissage ou d'un tronc commun.

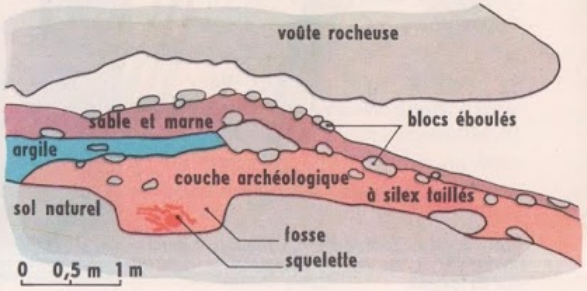
Ce vaste groupe des Néanderthaliens a occupé l'ancien monde, « de Gibraltar à Java, de Belgique en Rhodésie, de Dordogne en Chine, de Tanger à Nazareth », et cela pendant une période de 100 000 années avant de s'éteindre avec la civilisation moustérienne ; on peut penser que c'est dans ce groupe multiforme, avec ses variantes raciales et géographiques, qu'il faut rechercher l'origine de l'Homo Sapiens.

Le groupe des Archanthropiens : les Pithécanthropes

Le groupe des Archanthropiens a eu une grande extension au Paléolithique inférieur. L'Europe, l'Extrême-Orient, l'Insulinde, l'Afrique ont permis une riche moisson de restes humains : os, dents, industries. Citons quelques exemples.

FIG. 13. - *Entrée de la grotte de La Chapelle-aux-Saints où fut découvert un squelette de Néanderthalien.* *Cl. Rudel*

FIG. 14. - *Grotte de La Chapelle-aux-Saints, coupe longitudinale.*



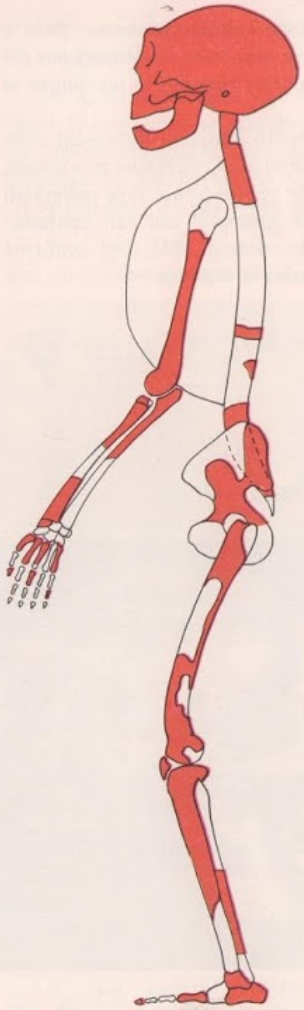


FIG. 15. - *Reconstitution du squelette de l'Homme de La Chapelle-aux-Saints (x 1/9 env.). On comparera cette figure à la figure 12. En rouge, les parties du squelette qui ont été trouvées.*

Cl. Musée de l'Homme

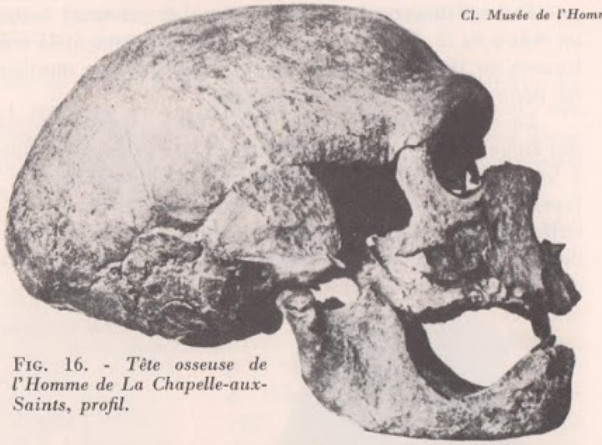


FIG. 16. - *Tête osseuse de l'Homme de La Chapelle-aux-Saints, profil.*

1° Le Pithécanthrope de Java. Les premiers restes (une calotte crânienne, puis, à un mètre de là, 2 molaires, puis, un an plus tard et 15 mètres plus loin, un fémur) ont été trouvés en 1891 à Java par Dubois, qui vit là un maillon entre l'Homme et les Singes et lui donna le nom de Pithécanthrope.

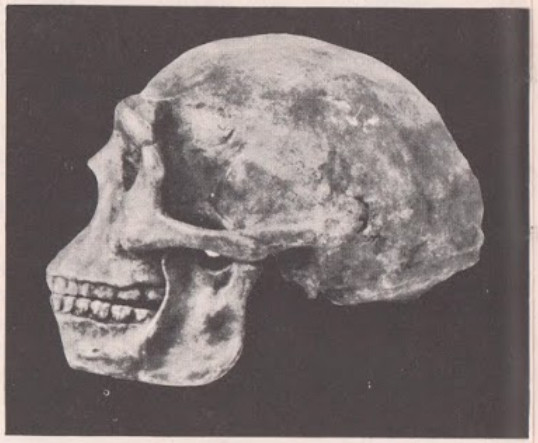
La calotte crânienne (fig. 17) à forte visière et front aplati rappelle fortement celle des Singes anthropoïdes ; les dents ont également une allure simienne ; le fémur peu arqué, à forte ligne d'insertion des muscles extenseurs, montre par contre une allure nettement bipède. Cette opposition des caractères et les conditions de gisement ont fait contester l'attribution à une même espèce. Mais d'autres découvertes, depuis 1935, ont confirmé l'existence de ce genre et même conduit à le diviser en plusieurs espèces.

Cl. Guiley-Lagache

FIG. 17. - *Pithécanthrope de Java. Calotte crânienne vue de dessus et de profil.*

FIG. 18. - *Tête osseuse de Sinanthrope, profil.*

Cl. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique



2° Le Sinanthrope. Dans les grottes de Chou-kou-tien, au sud-ouest de Pékin, on a découvert les restes d'une quarantaine d'individus, avec plusieurs crânes complets (fig. 18), d'aspect très simien, comparables à ceux du Pithécanthrope avec qui on les classe dans le genre Pithecanthropus (1) ; les molaires sont de type humain et la capacité crânienne (dépassant souvent 1 000 cm³) est très nettement supérieure à celle des Singes anthropoïdes. L'étude des gisements a permis d'attribuer au Sinanthrope les outils de pierre trouvés avec lui, et l'usage du feu.

(1) Certaines classifications modernes considèrent le Pithécanthrope et le Sinanthrope comme deux types d'une même espèce, l'espèce Homo erectus, Homo étant pris dans un sens très large.

Plusieurs espèces se sont succédé (peut-être l'une exterminant l'autre), vraisemblablement pendant toute la durée du Paléolithique inférieur.

3° L'Atlanthrope. Les restes de l'Atlanthrope, découverts en 1954 en Afrique du Nord (Arambourg et Hoffstetter), montrent qu'il appartient au même stade évolutif que les Pithécanthropes asiatiques, avec une tendance plus progressive ; l'association d'une industrie de pierre taillée confirme l'attribution signalée plus haut, et par conséquent l'incorporation de ces types à la lignée des Hominiens.

FIG. 19. - *Mandibule de l'Homme d'Heidelberg (Mauer).*

Cl. Musée de Monaco

4° Des restes trouvés en Allemagne (Mauer), en France (Provence), en Hongrie, sont rattachés au genre Homo. Le premier reste connu fut la **mâchoire de Mauer,** (fig. 19) recueillie dans les sables du Neckar, près de Heidelberg, en 1907. Elle montre une morphologie dentaire très évoluée, à peu près identique à celle de certaines races actuelles ; mais le maxillaire est beaucoup plus massif que chez l'Homme actuel.

Ainsi, dès le début du Paléolithique, il y a 600 000 années, des êtres présentaient une attitude évidemment bipède, une capacité crânienne nettement supérieure à celle des Anthropoïdes, fabriquaient des outils. Non seulement on peut dire que **la lignée humaine était déjà individualisée,** mais on pense de plus en plus que **le seuil de l'hominisation était franchi.**

Le groupe des Préanthropiens : les Australopithèques

L'Afrique du Sud a fourni depuis 1925 des restes fossiles du quaternaire ancien ; les découvertes se sont multipliées depuis 1947 et se poursuivent, mettant à jour des types nouveaux, le dernier en 1963. Nous ne citerons que quelques genres particulièrement importants.

1° Le genre Australopithèque (fig. 20). La capacité crânienne, inférieure à celle de tous les Hominiens (600 cm³) est cependant supérieure à celle des Anthropoïdes ; l'arcade dentaire en U est simienne, mais les dents sont de type humain ; le crâne à arcade sourcilière très saillante, front fuyant et mâchoires fortement prognathes, a une

Cl. Musée de l'Homme

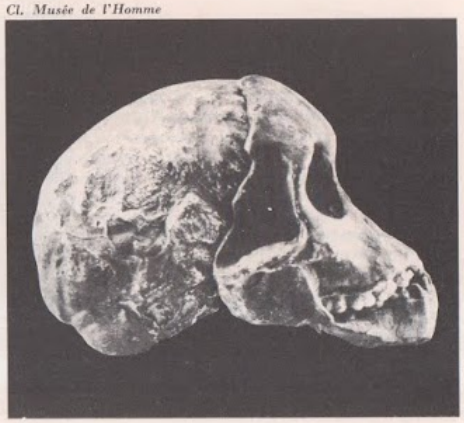


FIG. 20. - *Tête osseuse d'Australopithèque, profil.*

expression simiesque; le bassin et les membres montrent une **station bipède entièrement réalisée,** les condyles occipitaux placés plus en avant que ceux des Singes le confirment; la taille est petite (120 centimètres); les faunes associées semblent dater ces fossiles d'un million d'années.

On a séparé les Australopithèques en plusieurs genres : nous trouvons là, comme à chaque niveau, la diversité des types.

Cl. Musée de l'Homme

FIG. 21. - *Tête osseuse de Zinjanthrope, face.*

2° Les genres Paranthrope et Zinjanthrope. Le premier est caractérisé par un aspect bestial et une crête sagittale sur le sommet du crâne. Le Zinjanthrope, découvert en 1959 à Oldoway, au Tanganyika par le docteur Leakey, est associé à une faune du début du quaternaire, et à des industries de la « Pebble Culture » (industries sur galets); à côté de lui on trouve des os brisés par torsion : on les interprète comme restes de repas; le Zinjanthrope (Zinj est le nom primitif de cette région) serait donc omnivore (et non seulement végétarien), ce qui le rapproche des Hominidés et l'éloigne des Singes. Le crâne (fig. 21) rappelle celui de certains Australopithèques, auprès desquels on doit classer ce type.

L'industrie très primitive se continue dans les couches supérieures du gisement où elle évolue vers l'industrie chelléenne des Pithécanthropes : elle montre, ce qui est important lorsque l'on considère l'histoire du « phénomène humain », **parallèlement à l'évolution anatomique, l'évolution de la culture.**

Il faut signaler que l'attribution des industries de la « Pebble Culture » à l'activité du Zinjanthrope n'est pas démontrée avec certitude.

En effet, les fouilles se poursuivant dans ce même site d'Oldoway ont mis à jour, de 1960 à 1963, d'autres pièces squelettiques appartenant à un être baptisé Homo habilis par le docteur Leakey. Ces pièces sont associées également à une industrie de la Pebble Culture, avec des dispositifs de pierres empilées qui auraient été des abris très primitifs. Le développement des os pariétaux montre un cerveau plus volumineux que celui du précédent; la comparaison de la main et du pied est intéressante; la structure du pied est la même que chez l'Homme moderne, indiquant une stature bipède déjà pleinement réalisée; l'incurvation des phalanges, les traces d'insertion des muscles fléchisseurs, l'orientation des os du carpe montrent que la main, bien que capable vraisemblablement des fonctions de perception et de préhension, est moins évoluée que le pied. L'un des intérêts de ce type est ainsi de nous montrer une certaine **indépendance dans l'évolution de ces trois éléments caractéristiques** du type humain : le pied, la main, le cerveau; il semble que, venant en premier lieu, l'acquisition de la stature bipède ait libéré la main; l'apparition de l'outil se fait avant l'achèvement de l'évolution de la main et du cerveau : on voit l'influence réciproque de la main qui perçoit et « manipule », et de l'enrichissement des connexions cérébrales. Il est dommage que l'impossibilité de conservation des organes de la parole (larynx, langue) ne puisse permettre de suivre l'évolution également essentielle de ce caractère typiquement humain; l'importance primordiale de ces découvertes n'en apparaît pas moins.

C'est pour montrer que ces êtres sont déjà nettement engagés dans la lignée humaine que le découvreur les a nommés *Homo habilis*; mais ce faisant il a dû élargir considérablement la définition classique du genre Homo, même pris au sens large, et tous les spécialistes ne sont pas d'accord sur cette appellation *Homo habilis*.

Les Primates Puisque dès le début du quaternaire la lignée humaine s'est déjà individualisée, il nous faut remonter au Tertiaire, pour en rechercher l'origine. De l'évolution des **Lémuroïdes,** nous ne retiendrons que deux faits qui nous intéressent ici. Les Primates les plus inférieurs se distinguent peu des Insectivores avec qui certains types ont été classés; c'est là, dès le Crétacé, qu'il faut rechercher l'origine des Primates, qui au Tertiaire se sont répandus dans le monde entier. La comparaison de crânes de Lémuriens primitifs et actuels (paléontologie), de cerveaux d'Insectivores et de Lémuriens actuels (anatomie comparée) montre la tendance à un plus grand développement de l'encéphale et à une prédominance des fonctions visuelles (qui donnent une connaissance du monde plus rapide, plus précise et plus étendue) sur les sensations olfactives, qui est générale dans tous les rameaux des Primates.

Les **Cynomorphes** se différencient progressivement dans le Tertiaire moyen et supérieur; dans les gisements oligocènes du Fayoum (Égypte) on trouve des fossiles de Cynomorphes en même temps que ceux d'Anthropomorphes.

Les **Anthropomorphes** sont donc déjà individualisés dans la première moitié de l'ère tertiaire. Signalons simplement le **Propliopithèque** du gisement du Fayoum, que certains spécialistes considèrent comme la forme ancestrale des diverses lignées d'Anthropomorphes modernes. Déjà vers le milieu du Tertiaire (au Miocène) les trois lignées (Gibbons, Anthropoïdes, Hominidés) sont divergentes; certaines formes (Proconsul, Sivapithèque) associent des caractères humains et des caractères simiens.

Ce serait donc vers le Miocène que s'est différencié le rameau des Hominidés. Nous n'évoquerons que le problème de **l'Oréopithèque** (fig. 22). Découvert pour la première fois en 1871 dans une mine de lignite de Toscane, datant du Miocène, il a d'abord été considéré comme un Anthropoïde. Une série de découvertes en 1958 a permis de

FIG. 22. - *Le squelette de l'Oréopithèque, en partie dégagé.*

Cl. Guiley-Lagache

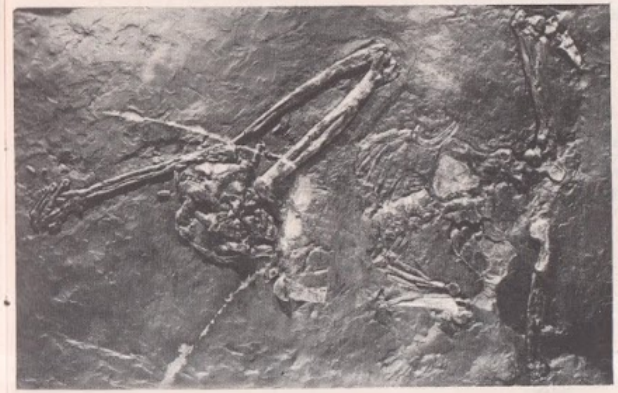
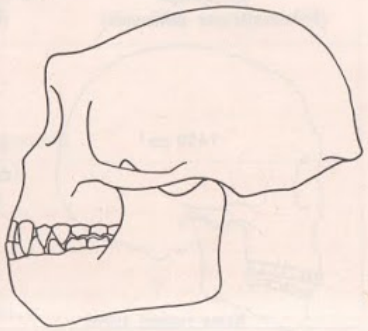
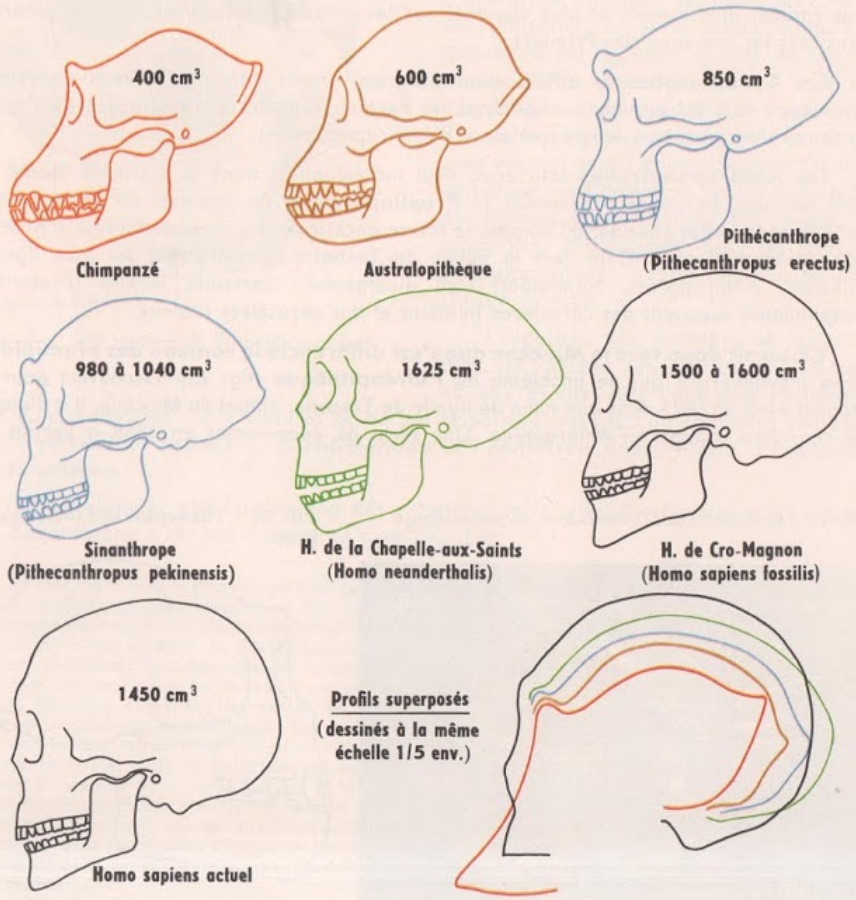


FIG. 23. - *Tête osseuse de l'Oréopithèque, profil.*



préciser sa position. Le membre supérieur, très long, montre une adaptation à la vie arboricole ; le bassin, par contre, suggère une tendance à la bipédie, et la denture rappelle celle des Hominidés (fig. 23). Ce ne serait donc, à cause de sa spécialisation trop étroite à la vie arboricole, qu'une branche latérale, sans postérité. Toutefois, son intérêt est évident : il montre que **la lignée qui conduit à l'Homme est déjà individualisée au Tertiaire,** et que, comme pour les autres lignées, l'évolution progresse selon le **mode buissonnant,** par rameaux divergents.

FIG. 24. - *Tableau comparatif des têtes osseuses du Chimpanzé et des Hominidés. Les têtes ont été dessinées de telle façon que la distance creux nasal-trou auditif soit constante.*



C - CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Rassemblons les conclusions données à chacune des étapes de cette étude de la paléontologie humaine :

1° **Les Hommes ne prolongent pas le rameau simien :** l'anatomie le montre, la paléontologie le confirme ; il y a eu une évolution parallèle (fig. 26) des rameaux simien et humain : « l'Homme ne descend pas du Singe ».

FIG. 25. - *L'arbre généalogique des Primates. Essai de reconstitution (simplifié).*

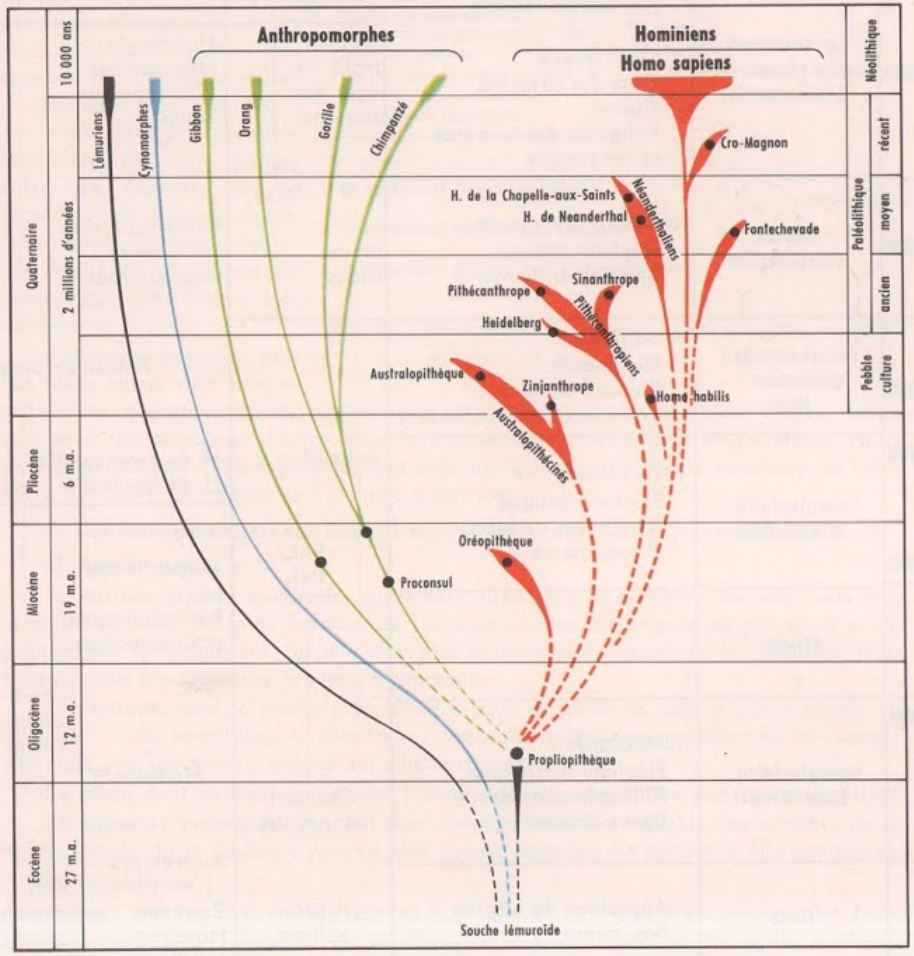


TABLEAU GÉNÉRAL DE SYNCHRONISATION

Dates approchées	Phases glaciaires (dans nos régions)	Faunes	Industries (rappel du tableau spécial)	Paléontologie humaine
— 8 500	**Postglaciaire**	*faune des forêts* : Auroch, Bison, Ours Cerf Chien, Loup Castor Sanglier	- Métaux - Néolithique - Mésolithique	Homo sapiens
— 10 000	**Dernière glaciation : Würm**	*dernière faune froide :* Mammouth Rhinocéros laineux Renne	- Magdal. - Solutr. - Aurign. PAL. SUP.	Chancelade Cro-Magnon Homo sapiens fossilis
— 100 000	**(en plusieurs phases successives : 3 principales)**	Lion, Hyène, Ours des cavernes Cheval Rongeurs des toundras et des steppes	Moustér. froid = âge des cavernes PAL. MOY.	Homme de Néanderthal (Chapelle-aux-Saints)
— 200 000	**Dernier interglaciaire**	*dernière faune chaude :* Éléphant antique Rhinocéros de Merck	Moust. chaud	(Arcy-sur-Cure) Homme de Fontéchevade
— 300 000	**Avant-dernière glaciation : Riss**	*faune froide :* Mammouth Rhinocéros laineux (= à narines cloisonnées)		Paléanthropiens
— 400 000	**Interglaciaire : Mindel-Riss**	*faune chaude :* Éléphant antique Rhinocéros de Merck Hippopotame	Acheuléen	H. de Swanscombe H. de Steinheim
— 500 000			PAL. INF.	Atlanthrope
	Mindel			Pithécanthropes et Sinanthropes
— 600 000	**Interglaciaire : Gunz-Mindel**	*faune chaude :* Éléphant méridional Rhinocéros de Merck Equus Stenonis	Chelléen (Abbeville)	Arch-anthro-piens Heidelberg
	Gunz	Apparition de Elephas, Bos, Equus	Pebble-culture	Australopith. Zinjanthr. Homo habilis Pré-anthropiens

N. B. — Ce tableau est donné à titre documentaire ; il n'est pas à retenir, mais à consulter.

2° **Le rameau phylétique des Hominidés** (fig. 25) **semble se détacher, dès avant le Miocène, d'une souche lémuroïde,** à caractères peu spécialisés. Cette absence de spécialisation est caractéristique de la lignée.

3° **Cette évolution s'est faite, des préhominiens à Homo sapiens actuel, en plusieurs étapes.** Ces étapes nous paraissent d'autant plus proches de l'Homme actuel qu'elles sont plus récentes. Il ne nous est pas possible cependant de voir là une suite de formes qui se succèdent par descendance, mais nous pouvons penser que la lignée phylétique est passée par des étapes très semblables.

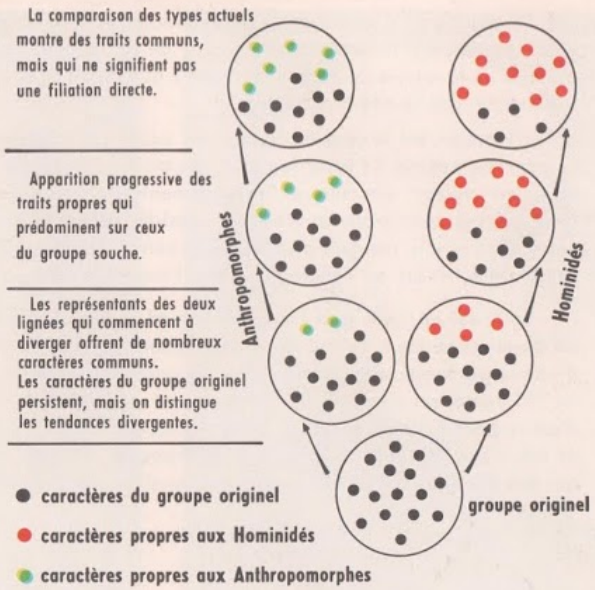


FIG. 26. - *Divergence de deux lignées évolutives, schéma explicatif.*

L'évolution humaine, plus que toute autre, s'est accompagnée de migrations et de croisements, notamment dans les dernières étapes, tandis que pour les premières d'entre elles la documentation est encore fragmentaire. Nous devons reconstituer l'arbre généalogique avec quelques branchettes et beaucoup de brindilles. La figure 25 représente l'une des possibilités.

4° **Les faits essentiels** sur lesquels nous suivons cette évolution sont de deux sortes :

a) **Anatomiques :**

La **station bipède verticale,** qui semble apparaître la première, de telle sorte que la main, dégagée de toute fonction de sustentation, devient organe de palpation et de préhension : fait important, car elle n'est plus soumise aux régulations de l'appareil locomoteur, mais s'associe aux organes d'expression.

La **denture,** dont la vitesse d'évolution semble dissociée de celle d'autres parties du squelette ; si elle prend dans le détail une importance notable pour déterminer et classer, elle reste peu spécialisée, apte à des régimes divers.

La **main** dont on vient de signaler l'importance, en corrélation avec le dernier trait.

La **capacité crânienne** (fig. 24) dont l'accroissement est notable dès le début de la lignée, témoin de la tendance vers **le plus grand cerveau** (et surtout le plus complexe).

b) **Psychiques :**

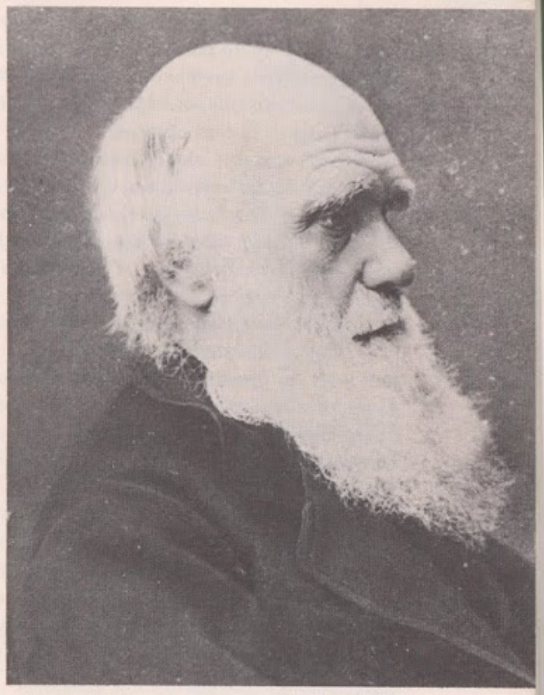
Connus par **les industries,** œuvres à la fois de la main et du cerveau, les **faits sociaux,** révélés par l'usage du feu (à conserver et à entretenir), la chasse, les pratiques

funéraires, l'art... ; une lacune paléontologique : le **langage** : l'étude de la mandibule avec les points d'insertion des muscles de la langue, de la face, avec les insertions des muscles de la mimique, ne peuvent guère que montrer sa possibilité, sous une forme encore imparfaite, dès le début de la lignée.

L'Homme est le seul être chez qui existe un langage fait de sons articulés, chez qui la main est libérée de toute fonction locomotrice, chez qui le cerveau est à la fois si important, en valeur absolue et relativement au poids du corps ; surtout il est le seul chez qui ces trois traits se trouvent **simultanément,** et **en relation ;** enfin ce sont des caractères qui le rendent plus aptes à entrer en relation tant avec le milieu qu'avec ses semblables, et qui se développent par l'exercice même de ces relations.

5° Il est certain que l'apparition et le développement du pouvoir de réflexion et de pensée sont, même du simple point de vue de l'évolution qui nous intéresse ici, d'une importance toute particulière : d'une part, ils expliquent l'extraordinaire expansion de l'Homme qui s'est installé partout, qui agit sur tout, et sur l'évolution elle-même ; et d'autre part il s'agit de notre propre histoire : des milliers de générations, par de longs et laborieux progrès, soigneusement transmis à leurs descendants, ont élaboré tout ce qui fait que leur lointain successeur a pu s'appeler lui-même « sapiens ».

Cl. Bulloz



Cl. Roger-Viollet

FIG. 1. - *A gauche. Jean-Baptiste de Monet de Lamarck (1744-1829). A droite, Charles Darwin (1809-1882).*

LES THÉORIES DE L'ÉVOLUTION

*Lorsque nous avons examiné, par exemple, le squelette de l'Ichtyosaure (chap. 24), l'**observation des faits** (structure du membre antérieur) nous a conduit à une **interprétation** (c'est une palette natatoire) : nous avons déduit de cette observation le genre de vie de l'animal, ayant constaté un rapport entre structure et mode de vie dans le milieu où il se meut. Les Ichtyosaures **sont** adaptés à leur mode de vie aquatique. L'adaptation nous est apparue comme un fait, un rapport entre la structure d'un organe et son utilisation d'une part, entre cette utilisation et les conditions du milieu d'autre part.*

*Puis, ayant considéré des fossiles analogues à l'Ichtyosaure (p. 407), mais plus anciens, ils nous sont apparus moins bien adaptés au milieu marin, plus proches de la structure des Vertébrés terrestres, et cela d'autant plus qu'ils sont plus anciens : nous avons interprété encore, en supposant comme vraisemblable une descendance entre ces Vertébrés terrestres et les Ichtyosaures les mieux adaptés : nous avons dit : « Les Ichtyosaures **se sont** adaptés à la vie aquatique » ; il y a eu **évolution** des Reptiles terrestres aux Reptiles marins.*

Les faits d'adaptation, les documents paléontologiques, les observations embryologiques, l'anatomie comparée, la parasitologie, et d'autres faits encore qui ne sont pas dans le cadre de notre programme (par exemple la répartition des flores et des faunes), nous conduisent à voir dans l'évolution la meilleure explication possible, la plus cohérente, celle qui coordonne le plus grand nombre de faits observés.

Mais, essayant d'aller plus profondément encore, nous pouvons nous demander comment a pu se faire cette évolution. Ce sont ces essais d'explication des ***mécanismes,*** *et non plus des modalités, de l'évolution que nous réunissons sous le nom de* ***théories de l'évolution.*** *« Si l'évolution est un fait, c'est surtout un fait historique. Constater que les êtres vivants ont changé au travers de leurs innombrables générations est une chose, déterminer les causes de la variation en est une autre. Le biologiste ne mettra jamais en cage l'Archéoptéryx et n'administrera pas d'hormones au Pithécanthrope. » (Prof. Grassé.)*

Nous étudierons successivement les principales théories qui ont été édifiées, celles qui marquent les grandes directions de réflexion et de recherche ; elles persistent plus ou moins sous forme de « tendances » dans les essais modernes d'explication de l'évolution. On pourra relire les interprétations de la conquête du continent, de la disparition des Reptiles à la fin de l'époque secondaire (chap. 23, 24) de manière à déceler celles qui sont de l'une ou l'autre tendance; leur intérêt n'est donc pas seulement historique. Du reste, pour les étudier du point de vue historique, et de ce fait en apprécier exactement la valeur et l'intérêt dans le développement de la pensée scientifique, il faudrait les replacer dans le cadre des connaissances de l'époque. Nous donnerons simplement pour chacune quelques exemples d'explications qu'elles suggèrent, exemples qui nous permettront de dégager les propositions qui les expriment, puis quelques-unes des principales objections qu'elles suscitent ; nous terminerons en indiquant les tendances actuelles qui se sont élaborées à la lumière des progrès de la biologie et de la paléontologie.

A - LE LAMARCKISME

Lamarck, professeur de zoologie au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, affirma le premier avec netteté l'idée d'évolution et en donna une théorie dans sa « Philosophie zoologique » parue en 1809.

Les explications lamarckiennes Lamarck fait surtout appel à des faits de la nature actuelle. Il invoque, par exemple, le cas de la Taupe et des animaux cavernicoles (chap. 26). Si ces animaux, dit-il, sont aveugles, c'est que dans l'obscurité ils n'ont pas besoin d'utiliser le sens de la vue ; ainsi, leurs yeux, ne fonctionnant plus, se sont progressivement atrophiés. La Girafe a un long cou parce qu'elle « vit dans des lieux où la terre, presque toujours aride et sans herbage, l'oblige de brouter le feuillage des arbres et de s'efforcer continuellement d'y atteindre ».

De telles explications peuvent convenir aux faits paléontologiques. Les ancêtres du Cheval doivent parcourir rapidement de grands espaces pour fuir les ennemis et rechercher leur nourriture. Dans la course le pied se relève et le doigt médian supporte la plus grande partie du poids du corps; de ce fait il se fortifie (comme se fortifient les muscles de la jambe du cycliste, ou les pectoraux de l'haltérophile) ; les doigts latéraux, non utilisés, disparaissent.

Ainsi s'expliquent les faits d'adaptation, les organes rudimentaires, le parasitisme (cas particulier d'adaptation), les séries paléontologiques comme celle du Cheval. L'explication lamarckienne s'applique également aux faits embryologiques. Le Phacochère,

Cl. Goldner

FIG. 2. - *Phacochère.*

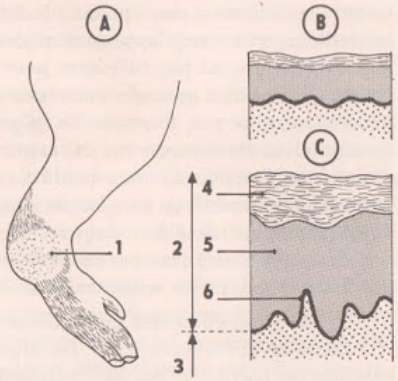


FIG. 3. - *Patte antérieure de fœtus de Phacochère (A), et coupes de peau prélevée à côté (B) et au niveau (C) de la callosité. 1. Callosité. 2. Épiderme. 3. Derme. 4. Couche cornée. 5. Couche vivante. 6. Couche génératrice.*

Sanglier africain, pour déterrer avec son museau et ses canines les racines dont il se nourrit, doit « s'agenouiller sur ses pattes antérieures, tandis qu'il se pousse avec ses pattes postérieures ; les pattes présentent d'épaisses callosités sur les régions de frottement avec le sol. L'embryon très jeune porte déjà ces callosités : apparues chez les ancêtres par le frottement sur le sol, elles se transmettraient aux descendants, inscrites dans le patrimoine héréditaire, ce qui expliquerait leur apparition dès les premiers stades de la vie embryonnaire.

La doctrine lamarckienne Elle peut s'exprimer en deux propositions (ou « lois »).

a) **L'adaptation au milieu,** qui s'explique par la **loi de l'usage et du non-usage :** le milieu impose des besoins, les besoins font naître des efforts, des habitudes; l'utilisation habituelle d'un organe le fortifie, et le défaut d'usage l'atrophie et le fait disparaître ; on traduit cette loi en une formule frappante (bien qu'elle ne soit pas exacte, comme nous l'avons dit au chapitre 26) : « La fonction crée l'organe. »

b) **L'hérédité des caractères acquis ;** pour que le caractère acquis s'accentue de génération en génération, il faut bien que « tout ce que la nature a fait acquérir ou perdre aux individus, elle le conserve aux descendants si les influences continuent à se faire sentir ».

Discussion et objections Elles s'élèvent à propos de l'une et l'autre lois :

1° Sur l'adaptation au milieu. L'action du milieu est incontestable : c'est un fait d'observation courante, et la réaction de l'organisme s'effectue souvent dans un sens utile; l'action du froid donne aux Mammifères de montagne, surtout en

hiver, une fourrure plus épaisse ; le frottement sur la peau fait apparaître un cal. Mais la loi de l'usage ne peut s'appliquer qu'à un organe existant déjà : elle ne peut le « créer » ; tant que l'aile n'est pas suffisante pour permettre de voler, le vol ne peut la développer. On dit aussi parfois que cette théorie ne permet pas d'expliquer le développement d'organes gênants, comme par exemple les gigantesques cornes du grand Cerf de tourbières du Quaternaire, dont la ramure dépassait parfois 3 m d'envergure ; mais il est bien difficile d'apprécier l'utilité ou la non-utilité d'un organe. De plus, les études génétiques ont montré que certains caractères sont liés et que le développement exagéré d'un organe peut être lié au développement d'un organe essentiel.

Les objections à cette première loi ont donc surtout un caractère restrictif et ne semblent pas décisives ; les plus importantes se rapportent à la suivante.

2° **Sur l'hérédité des caractères acquis.** Aucune expérience n'a pu montrer ce fait.

Lorsque le milieu agit sur les organes non reproducteurs, les variations ne sont pas héréditaires (revoir le cas du Topinambour, chap. 17) ; ce sont des somations.

Lorsque le milieu agit sur les cellules reproductrices, les variations sont quelconques, non adaptatives ; telles sont les mutations expérimentales obtenues par action de la chaleur, des radiations (chap. 21).

Ainsi, dans l'état actuel des connaissances on ne peut citer aucun cas certain d'hérédité des caractères acquis ; il n'y a aucune preuve expérimentale à l'appui de cette théorie.

Les tendances lamarckiennes Lorsqu'une théorie actuelle fait appel à l'action modelante du milieu sur l'évolution, on dit qu'elle est de tendance lamarckienne, même si cela ne correspond pas tout à fait a la théorie de Lamarck, où le milieu agit par l'intermédiaire des besoins qu'il impose, et où c'est l'habitude qui provoque et dirige l'évolution d'un organe. Déjà, les premiers disciples de Lamarck, tel Geoffroy Saint-Hilaire, font appel à une action directe du milieu. Dans les théories les plus modernes, nous retrouverons une influence très importante de la « pression adaptative » du milieu sur l'orientation de la sélection par ses variations progressives, ou encore par les « places vides » offertes à la pénétration de nouvelles spécialisations : nous l'avons vu à propos de la conquête des continents et de l'évolution des Reptiles.

B - LE DARWINISME

Darwin reprend la thèse de l'évolution dans « L'Origine des Espèces », ouvrage paru en 1859. Mais cette fois-ci une masse de documents est accumulée, documents recueillis notamment au cours de la croisière du *Beagle* de 1831 à 1836 ; l'élaboration de la théorie est longuement mûrie, comme le montrent les dates (1836-1859). De plus, les esprits sont préparés par les recherches biologiques sur la cellule (unité structurale de tous les êtres vivants), l'embryologie, la physiologie, qui donnent aux exposés de Darwin une allure plus scientifique qu'à ceux, souvent naïfs, de Lamarck. Cela explique l'énorme influence de cet ouvrage et sa place marquante dans l'histoire de la biologie.

Les explications darwiniennes Les éleveurs de Chevaux de course anglais (chez qui Darwin fit de nombreuses observations) pratiquent la sélection artificielle : ils choisissent les individus qui présentent au meilleur degré un caractère intéressant pour le but recherché (allongement du membre, capacité respi-

ratoire, etc.), les livrent entre eux à la reproduction, éliminent dans la descendance ceux qui ne présentent pas le caractère recherché, et de génération en génération améliorent la race.

Dans la nature, il se produit de même une sélection naturelle : les herbivores seraient en nombre rapidement croissant si les carnivores n'en détruisaient pas, si les ressources limitées en pâturages et points d'eau ne causaient pas la perte par famine ou maladie de nombreux individus affaiblis. Mais les éliminés sont ceux dont la course moins rapide n'a pas permis la fuite devant le fauve, ou l'arrivée à temps sur de nouveaux pâturages encore inoccupés : seuls survivent les plus aptes à la course, seuls ils se reproduisent. Ayant à soutenir les mêmes luttes, leurs descendants, de même, n'auront comme survivants que les mieux adaptés ; les caractères adaptatifs vont s'accentuer et les nouveaux types différeront de plus en plus de l'espèce souche. Le cou de la Girafe ne s'explique pas comme dans la théorie lamarckienne par un effort constant pour atteindre les branches les plus élevées, mais « parce que toute variété douée d'un cou exceptionnellement long a pu trouver un supplément de nourriture au-dessus des branches mangées par ses compagnes, et leur survivre en cas de disette... ».

Il y a donc dans la nature une lutte constante pour la recherche de la nourriture. Darwin avait été frappé par la lecture d'un livre de Malthus, économiste anglais, sur l'accroissement des populations, qui se fait selon une progression géométrique s'il n'est pas contrarié ; Malthus tirait de là la nécessité de restreindre la reproduction des individus. Dans la nature, la fécondité des espèces est souvent considérable : un Saumon produit 28 millions d'œufs, et pourtant le nombre des Saumons reste sensiblement le même ; il y a donc une très grande mortalité et seuls survivent, selon Darwin, les plus aptes à fuir les ennemis, à résister aux variations de température ou de nourriture.

Cette sélection naturelle présente un autre aspect : la couleur du plumage d'un Oiseau par exemple, peut favoriser son choix par le conjoint de l'autre sexe, donc la multiplication de son caractère ; cette sélection sexuelle permet d'expliquer le développement de caractères purement ornementaux.

La doctrine darwinienne Elle s'exprime en deux idées solidaires :

a) Il y a **concurrence vitale** entre les individus, ce qui entraîne une **lutte pour la vie** ; cette expression concerne non seulement la vie de l'individu, mais le fait qu'il réussit à laisser une postérité.

b) La **survivance du plus apte** est la conséquence d'une **sélection naturelle ;** les variations individuelles des survivants sont transmises par l'hérédité. Le résultat est la formation d'espèces nouvelles.

Discussion et objections La sélection artificielle à laquelle Darwin comparait la sélection naturelle, conduit simplement, nous l'avons vu, à isoler des races pures, sur lesquelles elle est ensuite inefficace.

La sélection naturelle est plutôt un facteur de stabilité que d'évolution. Les petites variations adaptatives et continues qu'évoque Darwin sont généralement des somations, non héréditaires (chap. 17). Pour donner prise à la sélection, la variation doit être vraiment utile, ce qui est rarement le cas pour une petite variation. En fait, la sélection n'élimine guère que les formes débiles ou monstrueuses. La concurrence vitale n'a pas l'effet différenciateur

qu'on lui accorde : les chenilles issues des quelques centaines d'œufs d'un Papillon seront presque toutes la proie de parasites ou de prédateurs, et la forme des taches colorées des ailes du Papillon importe peu.

Mais l'objection essentielle est celle-ci : le darwinisme admet la variabilité de l'espèce ; il ne l'explique pas : le meilleur coureur du troupeau, aux membres plus longs, survivra plus facilement, aura plus de descendants ; mais d'où lui vient cet allongement des membres ? En effet, sans variation discontinue, la sélection ne permet, nous l'avons vu, que l'isolement de races pures.

Les tendances darwiniennes Lorsqu'une théorie propose par ailleurs un mécanisme de la variation, mais fait appel à la sélection naturelle pour expliquer ensuite l'adaptation, on dit que par là elle est de tendance darwinienne ; de fait, beaucoup d'hypothèses modernes se disent « néodarwiniennes ».

C - LE MUTATIONNISME

Hugo de Vries observe, aux environs d'Amsterdam, des groupes d'un végétal, l'Œnothère ou Onagre (fig. 4 A et B), et les cultive au laboratoire ; il voit apparaître brusquement des variétés nouvelles (fig. 4 C, D, E, F), à feuilles plus étroites, ou plus larges, de forme plus lancéolée ou plus filiforme, etc. ; les caractères de ces variétés se transmettent intégralement à leurs descendants ; il nomme **mutations** ces variations brusques et héréditaires (chap. 17). Nous avons vu qu'à cette époque, vers 1900, Hugo de Vries est de ceux qui redécouvrent les lois de Mendel. Il propose alors une théorie mutationniste de l'évolution : le transformisme devient objet d'études expérimentales.

L'explication mutationniste La mutation apporte aux théories darwinistes l'élément moteur qui manquait. En effet, le mécanisme des mutations trouve son explication dans les modifications chromosomiques et géniques. Rappelons (v. étude de l'hérédité) que la découverte de ce mécanisme est postérieure de plusieurs années à celle des mutations par H. de Vries. Nous avons noté la généralité du phénomène et la possibilité d'obtenir des mutations expérimentales.

Si une mutation supprimant les yeux se produit chez un animal diurne et vivant à l'air libre, elle sera une gêne plus ou moins considérable, et le mutant sera plus

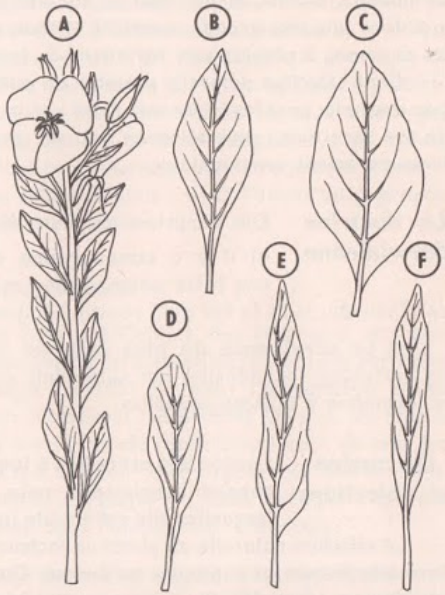


FIG. 4. - *Œnothera lamarckiana (A. Rameau florifère. B. Feuille) et quatre mutants (C. Gigantea. D. Spathulata. E. Elliptica. F. Sublinearis).*

ou moins rapidement éliminé ; si elle se produit chez une espèce vivant dans une grotte obscure, les chances de survie seront égales à celles des types normaux, peut-être même plus favorables par le phénomène de compensation (voir chap. 26) et la suppression d'un organe inutile. Le mutant fera souche et pourra même éliminer le type normal ; d'où l'abondance des formes aveugles dans la faune cavernicole. A l'inverse de l'explication lamarckienne, la variation précède l'adaptation. Une expérience permet de le montrer. On rencontre souvent dans les petites îles des Insectes dépourvus d'ailes ; or une mutation de la Drosophile (voir chap. 19) consiste en une réduction presque totale des ailes. Des bocaux ouverts placés au laboratoire de Roscoff, à l'extérieur, contiennent les uns des Drosophiles normales, les autres des Drosophiles à ailes « vestigiales » ; peu de temps après les Drosophiles normales ont disparu, entraînées par le vent ; seuls subsistent les mutants ; le vent a été agent de sélection, éliminant les types non « préadaptés ».

La doctrine mutationniste Elle peut se résumer en trois points :

a) **Les mutations sont les seules variations reconnues comme héréditaires ; seules elles ont une valeur évolutive.**

b) **Elles sont fortuites, accidentelles, indifférentes ; elles n'ont donc en elles-mêmes aucune portée adaptative.**

c) **La sélection naturelle élimine les mutations défavorables ; ainsi s'explique l'adaptation.** Tant que le milieu est stable et que l'espèce est en équilibre avec lui, elle élimine les variations et maintient le type ; si les conditions changent, elle joue en faveur du mutant qui a les caractères les plus avantageux, et le type ancien disparaît, faisant place à un type nouveau.

Discussion et objections Nous retiendrons trois objections parmi celles faites à la valeur évolutive des mutations.

Les mutations s'opèrent dans un sens quelconque : la sélection naturelle peut-elle suffire à expliquer la direction générale suivie par une lignée dans le sens de la spécialisation (comme celle du Cheval) ? On peut invoquer une action continue par une évolution elle-même continue du milieu, toujours dans le même sens. Mais ce n'est guère valable lorsqu'il s'agit d'un organe complexe tel que l'œil, apparu dans plusieurs lignées indépendantes (Céphalopodes et Vertébrés), à des époques différentes.

Les mutations sont généralement soustractives ; elles ne font jamais apparaître d'organe nouveau. L'image du monde paraît être parfois celle qu'on peut attendre d'une évolution par mutations accidentelles, triées par la sélection naturelle. La Baleine (chap. 26) n'est-elle pas un monstre par son gigantisme, son gosier étroit qui ne laisse passer que de petites proies, ses pattes réduites par rapport à la taille de l'animal, aux doigts atrophiés et soudés, l'absence de poils, etc. ? Et les mutations de cette sorte sont fréquentes dans la série des Vertébrés, même dans l'espèce humaine parfois. Mais on doit reconnaître des adaptations remarquables chez les Cétacés : l'étude de l'appareil auditif, de l'appareil circulatoire, des modalités de la reproduction (accouplement, gestation, allaitement), montre que l'interprétation par monstruosité n'est pas valable.

Les mutations ne sortent jamais du cadre de l'espèce : les Drosophiles ont envahi toute la planète et vivent dans des milieux très variés ; elles ont muté un nombre infini de fois, et ce sont toujours des Drosophiles.

La base mutationniste des théories évolutives On peut dire que la quasi-totalité des théories évolutionnistes modernes fait une place — plus ou moins grande — à la mutation comme facteur de l'évolution ; c'est en effet une variation qui tombe sous le contrôle expérimental et qui bénéficie de toute la précision de la génétique. De plus on s'est aperçu que les mutations relativement fréquentes ne sont le plus souvent que de peu d'amplitude, ce qui n'est pas incompatible avec le caractère progressif de l'évolution. Enfin, les observations sont suffisamment nombreuses pour qu'on puisse arriver à une expression statistique, permettant de dégager des lois.

D - LES HYPOTHÈSES ACTUELLES

Vers 1920, il y eut ce qu'on appelait une « crise du transformisme », en ce sens que les diverses théories, faisant appel à des mécanismes bien différents, s'excluaient mutuellement. Les néo-lamarckiens déclaraient que l'adaptation seule peut avoir une valeur évolutive, le milieu imposant la fonction qui implique une modification structurale; les néo-darwiniens affirmaient que l'évolution était tout entière sous le contrôle de la sélection naturelle ; les généticiens mutationnistes opposaient aux « variations continues » des précédents, les mutations brusques, attribuables au seul hasard, auxquelles sont dus tous les changements héréditaires, et opposaient également aux causes externes (milieu, ou sélection naturelle), celles qui ont leur siège dans la structure cellulaire des gamètes.

A partir de cette date, un certain nombre de chercheurs, remettant tout en question, cherchent de façon très concrète à voir comment les mécanismes observés par les généticiens peuvent réaliser les adaptations observées dans la nature actuelle et les documents paléontologiques.

Les explications actuelles Devant la masse croissante des documents, la finesse et la précision des analyses, la technicité de l'expression mathématique, la diversité des tendances et des controverses, nous nous bornerons à exposer deux aspects caractéristiques de ces hypothèses. Elles nous donneront cependant une idée des directions principales selon lesquelles s'orientent les recherches actuelles : la génétique des populations avec ses études statistiques, portant sur les faunes et les flores actuelles, ou basées sur des calculs à partir des données génétiques, — et l'interprétation génétique des données paléontologiques.

1° La génétique des populations. On entend par population un ensemble d'individus de la même espèce (animale, ou végétale, à reproduction sexuée), vivant dans un espace limité, et isolé des autres groupements de la même espèce, de telle sorte qu'il n'y a ni apport étranger, ni perte par migration. Une population établie depuis assez longtemps présente une certaine variabilité génétique.

Rappelons que les caractéristiques d'un individu d'une espèce quelconque dépendent de la nature du « patrimoine héréditaire » et de l'ensemble des circonstances où il a été placé dans le cours de son existence : en langage de généticien nous disons que le phénotype (caractères de l'individu) est la résultante de l'interaction du génotype (ensemble des gènes) et du milieu. Dans le génotype, chaque gène est en double exemplaire, l'un d'origine paternelle, l'autre d'origine maternelle. Un même gène peut se présenter sous plusieurs états : un « normal » et plusieurs « mutants » ; enfin rappelons encore que chaque caractère de l'individu est conditionné par le jeu simultané d'un grand nombre de gènes.

Dans une population naturelle, il existe le plus souvent un certain nombre d'individus où l'un ou l'autre des couples de gènes est représenté par deux formes différentes : normale ou mutante. Ainsi une telle population présente une variabilité génétique, qui maintient en présence de gènes normaux (considérés comme tels parce qu'ils sont les plus fréquents) une minorité de leurs mutants. Or, à chaque génération, de nouveaux gènes mutants apparaissent, d'autres disparaissent, et sur une durée assez longue les gains compensant les pertes, la population présente une certaine stabilité, à la double condition que le milieu reste stable et que le patrimoine héréditaire soit réellement commun, ce qui se réalise quand les croisements se font au hasard ; il faut pour cela que la population soit suffisamment nombreuse, mais homogène et isolée.

Laissons de côté, malgré son intérêt, le cas du rapprochement avec une autre population de même espèce, ayant pour conséquence un apport de gènes nouveaux, et voyons le cas où le milieu se modifie. Prenons l'exemple des Drosophiles jaunes ; elles présentent une mutation noire. Cette mélanisation est due à l'oxydation d'un phénol de la cuticule de l'Insecte, qui provoque un resserrement des molécules, et de ce fait augmente l'imperméabilité à l'eau. En atmosphère humide, les deux types vivent aussi longtemps ; le type normal domine. En atmosphère sèche, les Drosophiles normales, jaunes, se dessèchent et meurent ; les mutants noirs résistent et se multiplient ; une population en élevage varie dans le sens voulu en faisant varier l'humidité.

On voit donc qu'il peut y avoir élimination de gènes défavorables, ou au contraire prédominance de gènes mutants favorables. Si une femelle d'un certain génotype laisse en moyenne plus de descendants que celle d'un autre génotype, le premier devient prédominant, et le second tend à s'éliminer ; le constituant exceptionnel de la population initiale sera l'élément normal de la population finale. On a montré de même le mécanisme de l'apparition de races noires de Papillons dans des régions devenues industrielles, de races d'Insectes résistantes au D.D.T., de Bactéries pénicillo-résistantes.

Il y a bien sélection naturelle, mais pas tout à fait au sens darwinien, puisque la sélection porte non sur les individus, mais sur les génotypes. Il y a bien influence adaptative du milieu, mais pas au sens lamarckien : les caractères que l'individu a pris dans le milieu n'affectent pas ses potentialités héréditaires, mais les chances qu'il a de laisser des descendants, donc de multiplier son génotype.

2° Interprétation génétique de données paléontologiques. Choisissons deux aspects de l'évolution dans la lignée du Cheval, précédemment étudiée (chap. 25).

L'examen des proportions de la tête nous a permis de constater que la face s'allonge de plus en plus par rapport au crâne lorsqu'on passe de l' Eohippus au Cheval actuel, en même temps que la taille s'agrandit. En prenant comme référence la taille de l'animal entier, on mesure la vitesse de croissance relative de la mâchoire par rapport à celle de la taille (Vm). On mesure de même la vitesse de croissance du crâne (Vc), toujours par rapport à la taille ; on constate que tout au cours de l'évolution, le rapport Vm/Vc n'a pas changé, $\frac{Vm}{Vc} = 1{,}23$; c'est-à-dire que la longueur de la mâchoire croît plus vite que la taille du crâne, et la face paraît de plus en plus développée. De plus, si l'on considère l'évolution de l'embryon à l'adulte chez le Cheval actuel, on retrouve le même rapport. On en conclut que les deux caractères sont liés ; ils doivent être vraisemblablement sous

la dépendance d'un même groupe de gènes, et ces gènes n'ont pas varié depuis l'Éocène. Ainsi s'explique la **variation continue.**

Si l'on fait les mêmes mesures à propos de la longueur des doigts latéraux et de la longueur du pied, toujours par rapport à la taille, chez les chevaux tridactyles (pourvus des doigts I, III, IV : se reporter au tableau du chapitre 25), on a un résultat analogue. Une relation simple existe de même entre les stylets latéraux et la longueur du pied chez les espèces monodactyles de plus en plus grandes, mais ce rapport est très différent du précédent. Le passage de la tridactylie à la monodactylie représente donc une **discontinuité de la variation :** il s'agirait d'une mutation.

De tels rapports mesurés sur les caractères des molaires permettent d'expliquer la divergence que nous avons constatée entre la lignée de l'Equus et celle qui conduit à Hypohippus.

L'examen de ces exemples pourra suffire à nous montrer que les paléontologistes peuvent aborder par cette méthode l'étude des mécanismes de l'évolution, et non plus seulement par une interprétation subjective des faits.

Les doctrines dites « synthétiques » Elles sont variées et les recherches en cours y apportent des modifications ; mais on peut en dégager trois aspects :

1° **Les mutations rendent compte de la formation des nouveaux types.** Les modifications des gènes à l'origine des mutations ne sont pas exceptionnelles ; elles sont au contraire extrêmement abondantes, mais il n'est pas possible de déceler un gène mutant tant qu'il ne se trouve pas à l'état homozygote (il est généralement récessif), et beaucoup de mutations ne pourraient être reconnues que par une analyse morphologique et physiologique extrêmement précise et complète, pratiquement irréalisable.

2° **La sélection naturelle, portant sur les génotypes, rend compte de l'adaptation.** Elle est essentiellement la différence d'aptitude de deux génotypes non identiques à laisser des descendants, conséquence de l'extraordinaire pouvoir de multiplication des êtres vivants, et de leur infinie diversité génétique.

3° **Le milieu dirige la sélection dans le sens d'une meilleure adaptation.** En effet cette sélection est sous la dépendance directe du milieu puisqu'elle est une aptitude à laisser des descendants : l'efficacité maximale du passage d'une génération à l'autre appartient au génotype le mieux adapté. La sélection, conservatrice si le milieu est constant, est novatrice en réponse à tout changement de milieu.

En conclusion l'évolution apparaît « comme une gigantesque expérience de génétique » (professeur L'Héritier).

Ces théories sont dites, à des degrés divers, synthétiques parce qu'elles tendent de plus en plus à intégrer l'ensemble des mécanismes que font apparaître les progrès scientifiques : la paléontologie permet des analyses plus précises de documents plus nombreux ; la génétique découvre le mode d'action des gènes ; l'embryologie, comme la paléontologie, apporte un nombre toujours plus grand d'observations : l'étude statistique est appliquée aux observations sur la vie des espèces et l'évolution des populations.

Elles peuvent encore être appelées ainsi puisqu'elles font appel à divers éléments des autres théories : à la mutation comme moteur de l'évolution (mais sans le caractère désordonné d'exception plus ou moins monstrueuse), et pour cela on les dit parfois néo-mutationnistes ; elles accordent à la sélection naturelle une importance fondamentale expliquant l'adaptation, mais portant sur les gènes et non sur les individus, et on les dit encore néo-darwinistes ; enfin une tendance dite lamarckienne se montre dans l'action directrice accordée au milieu (mais là encore s'exerçant sur les génotypes, et non sur les individus).

Discussion et objections Nous n'entrerons pas dans le détail des mécanismes invoqués, mais nous retiendrons les deux points fondamentaux : « Les mutations sont-elles le seul moteur de toute l'évolution ? » et « La sélection naturelle, sous la pression des conditions du milieu, suffit-elle à expliquer l'orientation de l'évolution ? » C'est en pensant à ces deux questions que nous examinerons les quelques points suivants.

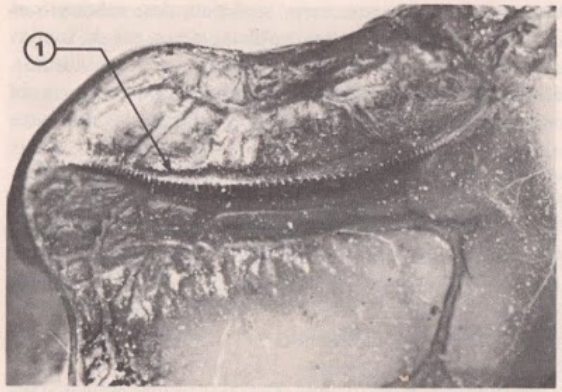
1° **Micro-évolution et macro-évolution.** La micro-évolution est celle qui se fait au niveau des subdivisions inférieures de la classification : races, espèces, genres, et sans doute familles ; la lignée évolutive du Cheval en est un exemple. A ce niveau, les divergences ne sont pas profondes ; la plupart des auteurs admettent, avec plus ou moins de réserve dans le détail des mécanismes, le rôle essentiel, ou même exclusif, des divers types de mutations, l'influence sélective du milieu, et la possibilité de rechercher dans l'étude de la nature actuelle les mécanismes de l'évolution.

La macro-évolution est celle qui fait apparaître les grands types d'organisation, correspondant aux grands groupes de la classification, aux embranchements. Pour les théories « synthétiques » le mécanisme reste le même ; ce sont les variations importantes des conditions du milieu qui créent des ruptures d'équilibre d'adaptation, imposent ou du moins permettent de nouveaux équilibres ; elles suffisent à expliquer l'apparition de types nouveaux. Nous avons en effet noté, à propos de l'évolution du monde végétal, une continuité de l'évolution. Mais beaucoup d'auteurs font remarquer que tous les embranchements du règne animal sont représentés dès l'époque primaire ; depuis le début du Tertiaire on n'a pu constater que l'apparition de familles, et chez les Invertébrés, que de genres ou d'espèces ; ils pensent que le déterminisme de l'apparition des types fondamentaux doit être plus complexe.

2° **Les coaptations** sont des ajustements réciproques de deux organes d'origine différente, formant un ensemble fonctionnel unique. Par exemple la patte antérieure d'une Mante (Insecte voisin des Sauterelles, fig. 5) est préhensile parce que l'un des articles s'abaisse dans une fente de l'article suivant comme la lame d'un couteau de poche dans la fente du manche ; il en est de même pour l'appareil musical de certains Insectes où une nervure

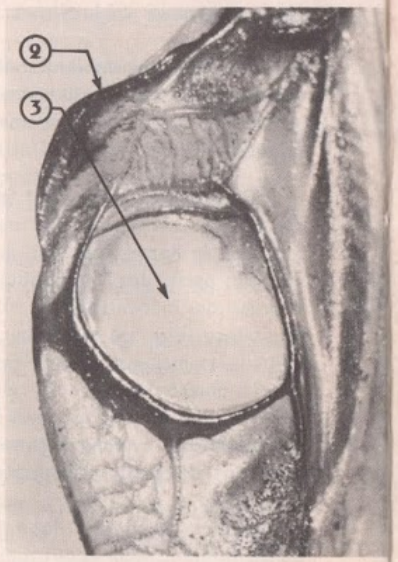
Cl. Vallin

FIG. 5. - *Mante religieuse.*



Clichés J. Vanden Eeckhoudt

A



B

FIG. 6. - *Appareil musical de la Sauterelle verte. A. Élytre gauche vu par sa face inférieure pour montrer l'archet* (1). *B. Élytre droit, face supérieure. On voit nettement la nervure saillante* (2) *sur laquelle frotte l'archet, et le miroir* (3) *ou tympan vibratoire.*

denticulée, l' « archet », frotte sur une nervure saillante dont les vibrations se transmettent à la caisse de résonance, ces deux parties étant portées par des organes différents (fig. 6 A et B). Dans l'embryon, les deux organes coaptés sont séparés, et le dispositif est réalisé antérieurement à tout fonctionnement. Les organes copulateurs mâle et femelle offrent un bel exemple de coaptation. Le mécanisme génétique des mutations, tel qu'on l'a jusqu'ici analysé, peut-il expliquer une évolution parallèle de deux organes différents coaptés ?

3° Existence possible d'autres facteurs internes. A côté du parallélisme d'évolution des organes coaptés, nous avons signalé précédemment le parallélisme d'évolution d'organes complexes, comme l'œil, dans des lignées différentes. Des lignées évolutives se prolongent dans une même direction pendant de longues périodes géologiques, et cela parfois dans des lignées parallèles. A la fin du Crétacé disparaissent simultanément Dinosaures, Ichtyosaures, si bien adaptés ainsi qu'en témoigne leur épanouissement, Ammonites jusque-là florissantes, alors que les conditions du milieu n'ont guère changé puisque persistent d'autres organismes, et que les flores ne se modifient presque pas. Tous ces faits peuvent-ils s'expliquer par une théorie qui ne fait appel pour interpréter la direction de l'évolution qu'à la seule sélection naturelle orientée par la pression du milieu ? Beaucoup de paléontologistes semblent admettre qu'il faut chercher une orientation par des **facteurs internes,** orientation qui serait partiellement indépendante du milieu.

En effet, pour qu'un groupe puisse envahir un nouveau milieu, il faut qu'il possède déjà des structures lui permettant de vivre dans ce milieu. L'un des grands biologistes français de la première moitié du vingtième siècle, Cuénot, a pu affirmer (1) : « ... l'adaptation nécessaire et suffisante est donc forcément antérieure à l'installation dans un milieu donné ; elle est toujours une préaptitude, une préadaptation » (1941). Cette façon de voir est encore valable aujourd'hui puisqu'en 1967 le professeur Lehman, du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, écrivait (1) : « Mais ce qui reste pour l'instant incompréhensible dans l'état de nos connaissances actuelles, il faut bien l'avouer, c'est pourquoi certains types d'organisation se sont avérés déjà assez étroitement adaptés à des conditions de vie qui n'étaient pas encore les leurs mais devaient être plus tard celles de leurs descendants (préadaptation). »

(1) L. Cuénot, « Invention et finalité en biologie » (p. 110) ; Flammarion, éditeur, 1941.

Si l'ensemble des biologistes et des paléontologistes est d'accord sur le **« fait de l'évolution »,** si beaucoup même sont d'accord pour rechercher dans la nature actuelle, par l'observation, l'analyse statistique et l'expérimentation génétique, les mécanismes de la micro-évolution, il reste encore beaucoup de points obscurs et de sujets de recherches et de réflexion. Il est vraisemblable que les travaux actuellement poursuivis sur le mode d'action des gènes permettront d'éclairer certains points et de tracer de nouvelles directions de recherche. On commence en effet à entrevoir comment la « programmation » contenue dans le génotype peut conditionner l'évolution individuelle d'un être vivant et permettre la différenciation des lignées cellulaires. On sait réaliser des transferts d'acides nucléiques, porteurs d'information. On peut concevoir que les mutations puissent se faire en fonction de cette programmation. Donc des facteurs internes, dans une certaine mesure indépendants du milieu, pourraient imposer une direction à l'évolution. Mais les informations reçues du milieu orienteraient l'édification des structures et conduiraient aux différentes adaptations. La possibilité d'élaborer une structure donnée étant intérieure au vivant, le milieu permettrait l'actualisation de cette structure.

Si l'évolution nous apparaît comme la meilleure et même la seule explication possible des faits paléontologiques et de la nature actuelle, si le mécanisme de la micro-évolution commence à être compris, il faut constater que le déterminisme de la macro-évolution échappe encore aux biologistes.

(1) J.-P. Lehman, « L'année biologique », septembre-octobre 1967 (p. 543) ; Masson, éditeur.

TABLE DES MATIÈRES

PREMIÈRE PARTIE :
QUELQUES PROBLÈMES BIOLOGIQUES RELATIFS A L'HOMME

1 Organisation générale d'un animal vertébré : la Souris blanche 9
2 Organisation du système nerveux des Vertébrés. L'encéphale 21
3 Le tissu nerveux et ses propriétés 37
4 Étude d'une fonction sensorielle : la vision 58
5 Rôle du système nerveux dans le comportement moteur d'un animal 80
6 Étude d'un effecteur moteur : le muscle strié squelettique 98
7 L'unité physiologique de l'organisme : l'activité cardiaque 112
8 L'unité physiologique de l'organisme : les relations humorales 127
9 Le sang et le milieu intérieur 141

DEUXIÈME PARTIE :
LA CELLULE - QUELQUES ASPECTS DE LA VIE CELLULAIRE

10 L'organisation de la cellule 158
11 Quelques aspects de la biologie cellulaire 183
12 La division cellulaire 198

TROISIÈME PARTIE :

13 Le problème de la fécondation 216
14 La reproduction chez les Mammifères 242
Compléments sur la reproduction humaine 257
15 La reproduction chez les Spermaphytes 262
16 La multiplication végétative 283

QUATRIÈME PARTIE :
QUELQUES PROBLÈMES DE GÉNÉTIQUE ET D'ÉVOLUTION
I - GÉNÉTIQUE

17 La variation 307
18 Les lois statistiques de la transmission des caractères héréditaires 322
19 Interprétation des lois statistiques : la génétique classique 333
20 L'hérédité chez l'Homme 347
21 Les étapes récentes de la génétique 355

II - L'ÉVOLUTION

22 L'apparition de la vie 368
23 La conquête du milieu aérien 377
24 La vie à l'ère secondaire. Les Reptiles 398
25 L'évolution d'un groupe à l'ère tertiaire : les Mammifères 418
26 Quelques faits actuels suggérant l'idée d'évolution 433
27 Origine et évolution de l'Homme 455
28 Les théories de l'évolution 475

Notre couverture : étamines et pistil d'une fleur de tulipe

Achevé d'imprimer sur les presses M. DÉCHAUX - Aulnay-sous-Bois - N° 6057 - Dépôt légal : 2e trimestre 1977.

Printed in France

Les Guides Pratiques Bordas (G.P.B.)

Une efficacité prouvée.
Une chance de plus pour réussir à l'examen.

CLASSE DE PREMIÈRE : révision et entraînement.

- 112 De l'explication de texte au sujet général
- 113 Mémento littéraire
- 151 Physique 1 C, D, E

BACCALAURÉAT

L'ÉPREUVE ANTICIPÉE DE FRANÇAIS AU NOUVEAU BACCALAURÉAT.
Avec sujets entièrement traités et conseils aux candidats.

- 860 La dissertation sur un auteur
- 861 La dissertation sur un sujet général
- 862 Le résumé et l'analyse d'un texte
- 863 Le commentaire d'un texte

L'ANNÉE BAC

Sujets du baccalauréat de l'année, avec corrigés
Année 1976

- 901 Mathématiques terminales A, B
- 902 Mathématiques terminales C, D, D', E
- 903 Physique terminales C, D, D', E
- 904 Français Épreuves anticipées de Première

Toujours disponibles : années Bac 74 et 75.

CLASSES TERMINALES : révision et entraînement.

- 824 L'épreuve d'anglais
- 848 L'histoire au baccalauréat
- 849 La géographie au baccalauréat
- 830 Philosophie terminales C, D, E
- 832 Philosophie terminales A, B
  Tome 1 - Nouveau programme
- 833 Philosophie terminales A, B
  Tome 2 - Nouveau programme
- 835 Mémento de philosophie - Nouveau programme
- 852 Le problème de physique
- 870 Sciences naturelles terminale C
- 871 Sciences naturelles terminale D

SÉRIE OMEGA

Guides mathématiques avec tests d'autocontrôle suivis d'exercices avec solutions.

- 880 Mathématiques terminales A, B, C, D, E
  Probabilités - Tome 1
- 881 Mathématiques terminale A - Tome 2
- 882 Mathématiques terminale B - Tome 2
- 883 Mathématiques terminales C, D, E - Tome 2
- 884 Mathématiques terminales C, E - Tome 3

ISBN 2-04-000 722-9